



Fig. 3b.



Experimentelle Beiträge zur Morphologie

Hermann Braus

Experimentelle Beiträge zur Morphologie

Herausgegeben von

Hermann Braus
(Heidelberg)

Band I Heft 1

(Ausgegeben am 23. März 1906)

Mit 3 Tafeln und 18 Textfiguren

Inhalt:

Leipzig

Verlag von Wilhelm Engelmann

1906

Vorwort.

Die Morphologie als historische Wissenschaft.

Von

H. Braus.

---

1. Historisch-kritisches.

Die Biologie setzt sich zur Aufgabe, aus den analytisch gewonnenen Kenntnissen von den lebenden Wesen synthetisch deren Existenzbedingungen zu ergründen. Die moderne Naturwissenschaft hat zur Grundlage dieser Synthese den Gedanken der *Entwicklung* alles Organischen gemacht. Die starren Schranken, welche nach den irrtümlichen Ansichten der älteren Naturforscher alle Lebewesen gebunden hielten, vor allem die festen Umgrenzungen bestimmter Organisationen wie durch den Begriff der »Species« sind gefallen.

Die Genese des Bestehenden läßt sich aber von zwei besonderen Standpunkten aus betrachten, je nachdem der Forscher die *Entwicklung der organischen Gestalt* oder die *Wirkung der organisierenden Faktoren* ins Auge faßt. Beide Prozesse sind in Wirklichkeit eng miteinander und aneinander gebunden. Es ist nur eine Erleichterung für den Untersucher, welche sich auch sonst seit langem eingebürgert und an welche sich bereits eine rein äußerliche Scheidung bestimmter Arbeitsfächer in unserm Universitätsbetrieb (Anatomie und Physiologie) angeschlossen hat, dieselben gesondert zu studieren. Die Synthese der Daseinsform als notwendiges Produkt einer *gestaltlichen Genese* ist speziell Aufgabe der Morphologie, die *gesetzliche Genese* dagegen unterliegt der physiologischen Synthese. Wir unterscheiden deshalb auch bei der Betrachtung embryologischer Prozesse, welche im Unterschied zu historisch weit zurückliegenden und deshalb zu erschließenden Umwandlungen sich

vor unsern Augen als »Entwicklungen«, »Ontogenien« abspielen, eine morphologische und eine physiologische Forschung.

Die letztere, die Entwicklungsphysiologie, wird jedoch vielfach im Sinn der alten, alles Organische umfassenden Physiologie so definiert, daß auch Morphologisches unter sie fällt. Das Wort »Morphologie« hat seine Prägung vor nunmehr einem Säculum erhalten und ist vielfach zur abgegriffenen Münze geworden, weil es außerordentlich schnell in wissenschaftlichen Kurs kam und bis heute in regster Circulation befindlich ist. Es ist nötig, daß wir uns auf die Definition dessen besinnen, welcher das Wort als einen bestimmten wissenschaftlichen Begriff erfand, und derer, welche ihm bis heute darin folgen.

Goethe, dessen naturwissenschaftliche Lebensarbeit zwar nicht den erhofften Abschluß fand, aber ihren Anlagen und Absichten nach durch die kürzlich beendete vollständige Publikation des gesamten wissenschaftlichen Nachlasses des Dichters in der großen Weimarer Ausgabe klar vor uns liegt, plante ein umfassendes morphologisches Gesamtwerk. Das Vorwort desselben, 1807 in Jena geschrieben und fertig zum Druck redigiert, führt das Wort »Morphologie« in die Wissenschaft ein (in den aphoristischen Publikationen von Teilen des Werkes unter dem Titel »Zur Morphologie« 1817 gedruckt), und die erhaltenen Dispositionen, Entwürfe und Ausführungen einzelner Kapitel zeigen, was das Werk enthalten sollte.

Goethes Ausgangspunkt war die vergleichende Anatomie der Pflanzen und Tiere. Er spricht von einer »vergleichenden Anatomie im weitesten Sinne, insofern sie eine Morphologie begründen sollte« (VI, S. 192[1]). Eine fertig ausgearbeitete vergleichend-anatomische Untersuchung ist in der Zwischenkieferarbeit vorhanden. Sie ist Programmschrift und deshalb besonders wertvoll für das, was die vergleichende Methode für die Morphologie leisten sollte. Daß dies von den vielen zeitgenössischen Fachleuten und darunter gerade einigen der besten (wie Petrus Camper) nicht erkannt wurde, hat Goethe neben der bekannten flagranten Ungerechtigkeit, seine richtige Beobachtung vom Vorhandensein des menschlichen Intermaxillare anzuzweifeln oder abzulehnen, besonders geschmerzt (VI, S. 195 und VIII, S. 167). Der Zwischenkiefer des Menschen war deshalb allen

[1] Dieser Verweis und die folgenden, auf Goethes Werke bezüglichen beziehen sich auf Band und Seite der naturwissenschaftlichen Schriften (Abt. II der großen Weimarer Ausgabe (Bd. 6—13, 1891—1904).

früheren Untersuchern entgangen, weil er so außerordentlich innig mit den angrenzenden Teilen des Oberkiefers verwachsen ist, daß im ausgebildeten Zustand und zwar auch nur gelegentlich im jugendlichen minimale Andeutungen der Grenzen wahrgenommen werden können. Diese blieben aber dem Auge nicht verborgen, welches durch das geistige Bedürfnis geschärft war und zwar im allgemeinen bei Säugetieren vorhandene Teile in ihren Formwandlungen von Fall zu Fall verfolgte. Die vergleichende Methode, welche auch sonst an einem reichen Material von Säugetierschädeln geübt wurde, hatte also GOETHE die Kenntnis von den gröberen Formelementen in ihren Beziehungen zueinander (osteologischer Typus) gelehrt. Generell alles Typische in der Pflanzen- und Tierwelt, welches er durch zahlreiche Detailstudien zu erschließen suchte, zu einem Ganzen zu vereinigen, sollte Aufgabe der Morphologie sein. »Die Gestalt ist ein bewegliches, ein werdendes, ein vergehendes, Gestaltenlehre ist Verwandlungslehre. Die Lehre der Metamorphose ist der Schlüssel zu allen Zeichen der Natur« (VI, S. 446).

Eine besondere Betrachtung ist der Abgrenzung der Morphologie gegenüber den andern Wissenschaften gewidmet und ihrer Charakterisierung als einer selbständigen Wissenschaft (VI, S. 292 u. f.). Es interessieren uns besonders hier die zahlreichen Stellen, welche das Verhältnis der Gestaltenlehre zu den bewirkenden Faktoren behandeln. Die Bedeutung der Funktion ist nach GOETHE eine sehr große. Er hütet sich freilich, dem von CUVIER in dessen Streit mit GEOFFROY ST. HILAIRE ausgesprochenen Grundsatz zu folgen und sie für die Grundlage der Vergleichung zu erklären; diese ist vielmehr durch anatomische Merkmale zu bewerkstelligen. Aber die funktionelle Anpassung ist ihm eine geläufige Tatsache, er nennt »Funktion und Gestalt notwendig verbunden«, spricht von einer »der Funktion angemessenen Gestalt« und stellt als Bildungsgesetz das Prinzip des »Gebens und Nehmens« auf. Letzteres besagt, »daß keinem Teil etwas zugelegt werden könne, ohne daß einem andern dagegen etwas abgezogen werde und umgekehrt«, es formuliert also einen »Etat der Einnahme und Ausgabe« bei der Umbildung der Organismen; »die Rubriken seines Etats, in welche sein Aufwand zu verteilen ist, sind ihm vorgeschrieben, was er auf jedes wenden will, steht ihm bis auf einen gewissen Grad frei . . . und so kann die Natur sich niemals verschulden oder wohl gar bankrutt werden« (VIII, S.16). In den Paradigmen zu diesem Gesetze, in welchem eine Vorahnung des Gesetzes von der Erhaltung der Kraft erblickt wurde (KALISCHER), kommt

deutlich zum Ausdruck, daß die funktionelle Anpassung über stärkere oder schwächere Entwicklung, Aus- oder Rückbildung entscheidet. Weiter sehen wir in der Erklärung der Morphologie des menschlichen Zwischenkiefers entwicklungsmechanische Faktoren als Ursachen für die Concrescenz des Skeletteils mit den Nachbarn und seine dadurch bedingte Undeutlichkeit am Schädel des Erwachsenen angeführt. »Die Ursache scheint mir hauptsächlich darin zu liegen: dieser Knochen (das Intermaxillare), der bei Tieren so außerordentlich vorgeschoben ist, zieht sich bei dem Menschen in ein sehr kleines Maß zurück. Man nehme den Schädel eines Kindes oder Embryonen vor sich, so wird man sehen, wie die keimenden Zähne einen solchen Drang an diesen Teilen verursachen und die Beinhäutchen so spannen, daß die Natur alle Kräfte anwenden muß, um diese Teile auf das innigste zu verweben. Man halte einen Tierschädel dagegen, wo die Schneidezähne so weit vorwärts gerückt sind und der Drang sowohl gegeneinander als gegen den Hundszahn nicht so stark ist« (VIII, S. 101). Zug- und Druckspannungen werden also hier als ursächliche, Auslösung gebende Entwicklungsfaktoren betrachtet.

So wichtig diese gesetzlichen Bedingungen für die Umwandlung Goethe erschienen, zur eigentlichen Morphologie hat er sie nicht gerechnet. Er erklärt unter besonderer Hervorhebung der Wichtigkeit der Funktionen »unsre Bemühung bloß für anatomisch« (VIII, S. 75). Bei Gelegenheit der Abgrenzung der Morphologie gegen die andern Wissenschaften sind Morphologie und Physiologie nebeneinander definiert. Es heißt da: »Betrachtung der Gestalt sowohl in ihren Teilen als im Ganzen, ihren Übereinstimmungen und Abweichungen ohne alle andern Rücksichten: Morphologie« (VI, S. 286). Was unter den ausdrücklich ausgeschlossenen »andern Rücksichten« gemeint ist, sagt die Definition der Physiologie, welche unmittelbar vorangeht: »Betrachtung des Ganzen insofern es lebt und wirkt und diesem Leben eine geistige Kraft untergelegt wird: Physiologie«. Die Wirkungen, für welche uns die Betrachtungen über die Concrescenz des Intermaxillare beim Menschen oben ein Beispiel waren, sind also offenbar nach Goethe ebenfalls physiologisch — entwicklungsphysiologisch würden wir heute sagen.

Es unterliegt nach diesen und andern Stellen nicht dem geringsten Zweifel, daß die Morphologie Goethes eine Wirklichkeitswissenschaft ist: Die Metamorphose wird als Folge von Ereignissen erforscht, nicht als Wirkung von Gesetzen. Selbstverständlich ist die Kenntnis der Bildungsfaktoren nötig zum Verständnis des Ganzen.

Sie kommt aber aus der Physiologie. Je nach der Bewertung beider Forschungsmethoden kann man sie als coordiniert oder superponiert hinstellen: »Die Morphologie kann als eine Lehre für sich und als eine Hilfswissenschaft der Physiologie angesehen werden« (VI, S. 292).

Wenn wir heute die Metamorphosenlehre GOETHES studieren, so fällt es uns schwer, uns des Gedankens zu erwehren, daß ihr Schöpfer die genetische Stufenleiter, die er uns vorführt, als Folge einer Blutsverwandtschaft der Organismen im modernen Sinn aufgefaßt habe. Wir lesen von einer »genetischen Methode«, welche die Konstruktion eines festen Speciesbegriffs nach LINNÉ nicht anerkennt (VI, S. 394 u. a.), vielmehr jeden organischen Körperbestandteil »durch das Tierreich von seiner einfachsten oder vielmehr unvollkommensten Art zu seiner vollkommensten Gestalt« (XIII, S. 212) zu verfolgen sucht. Die Genese verläuft »in stetiger Folge« (XIII, S. 120) vom Einfacheren, Geringeren zum Entwickelten und Gesteigerten aufwärts. Wie er sich diese Metamorphose vorstellt, setzt GOETHE durch Einführung der Bezeichnungen: »Successive und simultane Metamorphose« auseinander. Successiv ist der Umwandlungsprozeß z. B. bei den Insekten. Es vollzieht sich hier sichtbar eine Verwandlung, die stufenweise vom Niederen zum Höheren kontinuierlich fortschreitet. »So ein unvollkommenes und vergängliches Geschöpf ein Schmetterling in seiner Art verglichen mit den Säugetieren auch sein mag, so zeigt er uns doch durch seine Verwandlung, die er vor unsern Augen vornimmt, den Vorzug eines vollkommneren Tieres (des Schmetterlings) vor einem unvollkommeren« (der Raupe) (VIII, S. 86). In den meisten Fällen und gerade bei den höchsten Tieren ist nach GOETHE diese Umwandlung zwar vorhanden, aber nicht sichtbar: simultane Metamorphose; es tritt gleich das Endglied des Verwandlungsprozesses fertig in die Erscheinung. Die Wirbel der Säugetiere z. B. sind durch successive Fortbildung aus einem ihnen allen gemeinsamen einfachen Typus entstanden. Die Endformen, die für das betreffende Tier charakteristisch sind, treten jedoch simultan in die Erscheinung. Wir sehen, daß es sich da um eine vorläufige Rubrizierung handelt. Denn die Embryologie, welche GOETHE zwar, wie wir sehen werden, in seinem System berücksichtigte, aber dem damaligen Stand der Technik entsprechend nur ganz unvollkommen übersah, hat uns an Stelle simultaner Metamorphosen ausgedehnte Reihen sichtbarer successiver Verwandlungen kennen gelehrt.

Es war also die Kenntnis wirklich sichtbarer Verwandlungen noch gering. Trotzdem wird in den bekannten successiven Meta-

morphosen der Beweis für die Verwandtschaft der verwandlungsfähigen Naturobjekte erblickt. Es ist ein »Zeichen der Verwandtschaft dieser Teile, daß sie sich ineinander umwandeln können« (XIII, S. 30).

Wenn in diesen Gedankengängen auch überall die uns so geläufig gewordene Vorstellung der Descendenz klar enthalten ist, und es begreiflich erscheint, daß manche darin die Annahme wirklicher Blutsverwandtschaft erkennen wollen, so ist doch nirgends davon bei Goethe ausdrücklich die Rede. Freilich das ist sicher, die Verwandtschaft ist nicht als etwas Ideelles, sondern als reale Genealogie gedacht. Goethe steht auf der Schwelle und machte vielleicht bewußt Halt, ohne das Tor zu öffnen, welches unter dem Einfluß Darwins später Scharen von Forschern Zutritt zu ausgedehntester phylogenetischer Arbeit gewährte. Auf diesen Gefilden lag zu seiner Zeit alles noch zu sehr im Verborgenen. Die Knospen, welche die Embryologie zuletzt unter Caspar Friedrich Wolff getrieben hatte, mußten erst ins Blühen kommen, ehe die zwar real gedachte Genealogie der Organismen von einem kühnen Versuch zu einer allgemeinen Verwandtschaftslehre vordringen konnte. Wie wichtig dafür auch die Paläontologie und Tiergeographie wurden, daran sei hier nur erinnert. Es ist auch keine Frage, daß ohne die neuere Entwicklung der Morphologie, von welcher gleich die Rede sein wird, die Ideen Goethes für die Biologie verloren gewesen wären; der Sieg Cuviers über die französischen Naturphilosophen und die Folgen der Schellingschen Naturphilosophie in Deutschland machten, obgleich sie deren wesentlichen Inhalt nur scheinbar tangierten, doch eine Wirkung auf die zeitgenössische Naturforschung fast illusorisch. Der beste Beweis hierfür ist der, daß Gegenbaur und Häckel, deren morphologische Lebensarbeit uns heute als Fortsetzung Goethescher Morphologie erscheint, doch erst unter der Wirkung von Darwins Schriften zu einer klaren stammesgeschichtlichen Auffassung der organischen Umbildungsprozesse kamen, trotzdem sie in Jena unter dem Einfluß der Tradition, an denselben Stätten und zum Teil noch mit denselben Instrumenten wie Goethe und sein Lehrer und späterer Anhänger, der Anatom Loder, wirkten.

Die formale Genese, welche den Inhalt der Morphologie bildet, ist also von Anfang an in nuce als historischer Prozeß aufgefaßt worden. Die vergleichende Anatomie sollte das Hilfsmittel sein, sie zu erkennen. Dabei wurde die Embryologie als Bestandteil der vergleichenden Anatomie aufgeführt. In den Entwürfen und Schemata

für eine allgemeine Einleitung in die vergleichende Anatomie wird der embryonale und spätere fötale Zustand von GOETHE stets besonders erwähnt (VIII, S. 210 u. a.) und in der Arbeit über den Zwischenkiefer auch zur Erklärung mit benutzt. Immerhin ist dadurch kein Fortschritt in der entwicklungsgeschichtlichen Untersuchung in die Wege geleitet worden. So kam es, daß z. B. die radikale Natur SCHLEIDENS der Morphologie den Vorwurf machen konnte, sie vernachlässige die Embryologie und sei in der von GOETHE geschaffenen Form (auf der Basis der vergleichenden Anatomie in unserm Sinn) unbrauchbar, man müsse die Metamorphosenlehre an C. F. WOLFF, nicht an GOETHE anknüpfen. Das hieß das Essentielle der Morphologie, das nicht in der Beweisführung, sondern in der Auffassung der Lebensprozesse lag, gründlich verkennen.

In der Tat hat die Entwicklungsgeschichte entsprechend ihrer planmäßigen Förderung durch die bahnbrechenden Untersuchungen v. BAERS und der anschließenden Periode einen bedeutungsvolleren Platz in der Morphologie gefunden, sobald ein systematischer Ausbau dieser Wissenschaft begann. Es kommt dies gleich in HÄCKELS »genereller Morphologie« (1866) zum Ausdruck, in welcher die Embryologie nicht zur vergleichenden Anatomie gerechnet wird, sondern welche die Morphologie in »Anatomie« und »Morphogenie« (= Embryologie) einteilt. Dieselbe Einteilung finden wir bei GEGENBAUR. Ihr haben sich die meisten neueren Autoren angeschlossen. Es wird im folgenden Kapitel die Bedeutung der Ontogenie für die Morphologie besonders betrachtet werden. Ich will hier nur vorausschicken, daß in der embryologischen Methode eine besondere Möglichkeit morphologischer Forschung gegeben ist, welche von der vergleichend-anatomischen, d. h. der von fertigen Objekten ausgehenden Betrachtung prinzipiell verschieden ist. Es war also ein wesentlicher Fortschritt, die vergleichende »Anatomie« auf die fertigen Formen zu beschränken und dadurch das Eigenartige sich entwickelnder Formen deutlicher hervortreten zu lassen, wenn auch die Wertung der Stellung beider Forschungsrichtungen zueinander noch zu Bedenken Anlaß gibt (s. nächstes Kapitel). Ganz verfehlt ist es dagegen, nachdem einmal dieser Fortschritt erzielt ist, wiederum die Ontogenie der vergleichenden Anatomie als einer morphologischen Hilfswissenschaft subsummieren zu wollen, wie es DRIESCH[1] getan hat.

---

[1] HANS DRIESCH, Von der Methode der Morphologie. Kritische Erörterungen. Biol. Centralblatt. Bd. XIX. 1899. S. 40.

GEGENBAUR war gleich im Anfang seiner wissenschaftlichen Arbeiten mit dem Gedanken eines genetischen Zusammenhangs der Organismen vertraut geworden. Es beweist dies seine Quaestio promovendi (1851), welche die Veränderungen der Pflanzenwelt behandelt, aus der Variabilität der Pflanzenarten die Möglichkeit einer Entwicklung des Pflanzenreichs ableitet und den Entwicklungsgedanken auch für die Tiere postuliert. Wir sehen hierin einen jener häufigen Ansätze zur Descendenztheorie in der vordarwinischen Zeit, der aber in diesem Fall besonders bedeutungsvoll ist, weil er von dem Mann ausgeht, welcher gemeinsam mit HÄCKEL die moderne Morphologie begründete. Beide Forscher stehen während ihres Jenenser Zusammenseins in »geistiger Gütergemeinschaft«, wie HÄCKEL im Vorwort zu seiner generellen Morphologie betonte. Wir betrachten daher für unsre rein logischen Untersuchungen die von ihnen vertretene Morphologie, ohne den geistigen Anteil des einen oder andern von beiden an ihr zu berücksichtigen[1].

GEGENBAUR und HÄCKEL machten die durch DARWIN erst zum vollen, weithin wirkenden Leben erweckte Descendenzlehre im Sinne wahrer Blutsverwandtschaft der Organismen zur Grundlage der Morphologie. Was bei GOETHE mehr geahnt und in unbestimmten Ansätzen sich findet, ist hier zum erstenmal zu einer systematischen, nach allen Richtungen hin durchdachten und ausgebauten Wissenschaftslehre der Morphologie geworden. »Auf dem Standpunkt der Descendenztheorie hat die ,Verwandtschaft' der Organismen ihre bildliche Bedeutung verloren.« Das sind die Worte, mit denen GEGENBAUR[2] deutlich gezeigt hat, daß trotz eigner Vorahnung des Descendenzproblems doch die »Blutsverwandtschaft« in ihrer ganzen Bedeutung erst durch DARWIN zum vollen Bewußtsein kam. Dasselbe ist von HÄCKEL im Titel der generellen Morphologie und an vielen andern Stellen ausgedrückt.

Die Verwandlung, durch welche Formen werden und vergehen, ist in die Vergangenheit (Stammesgeschichte) verlegt. Genea-

[1] Es braucht nicht besonders betont zu werden, daß unsre Betrachtungen hier sich nur auf Morphologie, nicht auf erkenntnis-theoretische Fragen allgemeinerer Art beziehen, die HÄCKEL in Form des Monismus aus seinen darwinistischen Anschauungen ableitete. Über GEGENBAURS ablehnende Stellung hierzu vgl. M. FÜRBRINGER: »CARL GEGENBAUR« in »Heidelberger Professoren« Festschr. der Universität Heidelberg. Bd. II. 1903. S. 412 und E. GÖPPERT, »CARL GEGENBAUR«, Biograph. Jahrb. und Deutsch. Nekrolog. Jahrg. VIII. 1905. S. 330.

[2] Grundzüge der vergleichenden Anatomie. 2. Aufl. Leipzig 1870. S. 19.

logisch zu erklären, wie die heutigen Formzustände der Organismen allmählich geworden sind, erscheint als die oberste Aufgabe der Morphologie. »Würden die unendlichen Reihen von Generationen... von uns überblickt werden können (anstatt wie jetzt erschlossen werden müssen), so schwände zwar manches Rätsel, aber es fehlten auch unsrer Wissenschaft die Probleme und mit diesen fehlte die Wissenschaft« (GEGENBAUR, l. c., S. 76).

Es mußte also den Begründern der modernen systematischen Morphologie vollständig klar sein, daß ihre Wissenschaft historischen Charakter hat, Ereignislehre sein muß. »Eine andre Auffassung, sagt GEGENBAUR (l. c., S. 7), müßte ebensogut den historischen Wissenschaften, ja sogar Naturwissenschaften wie z. B. der Geologie die Bedeutung einer Wissenschaft absprechen.« Es wird uns weiter unten noch die Frage beschäftigen, inwiefern diese Morphologie »Wissenschafts«lehre ist und in welcher Beziehung sie logisch zu andern wissenschaftlichen Betrachtungsweisen der Natur steht. HÄCKEL selbst spricht von der Aufdeckung eines »genealogischen Causalnexus« (l. c., S. XXII) und hält seinerseits durch diesen die Morphologie für »mechanisch-causal« begründet, was denn auch im Titel seiner Generellen Morphologie in dem Zusatz: »Allgemeine Grundzüge der organischen Formen-Wissenschaft, mechanisch begründet durch die von CHARLES DARWIN reformierte Descendenztheorie« ausgesprochen wird. An diesem Punkt ist in der Ausdrucksweise, nicht der Sache nach, die oben auch von GEGENBAUR charakterisierte Linie überschritten. Es wird sich ergeben, daß wir zwar die Morphologie für eine Wissenschaft halten, welche causal, aber nicht »mechanisch«, d. h. nicht im Sinne physikalischer Naturgesetze erklärt.

Die Definition der Morphologie als historischer Ereignislehre führt zu einer sehr deutlichen Abgrenzung ihres Gebiets von demjenigen der Physiologie, welche übrigens auch darin äußerlich zutage trat, daß GEGENBAUR einer der ersten war, welcher im Lehramt zu einer Trennung von Anatomie und Physiologie Anlaß gab[1].

---

[1] GEGENBAUR selbst hat in späteren Jahren irrtümlich angenommen (»Erlebtes und Erstrebtes«. Leipzig 1901), in Jena sei auf seine Veranlassung hin zuerst eine Trennung dieser beiden Lehrfächer, wie sie heute besteht, eingetreten; jedenfalls zeigt dies, daß die Trennung sein eigner Gedanke und aus der Beschäftigung mit der Morphologie heraus geboren war.

De facto gingen einige andre Universitäten, z. B. Tübingen und Heidelberg, in dieser Hinsicht Jena um ein geringes voraus. Morphologie und Phy-

Es wird die Funktion als das Höhere, im letzten Sinn die Form beherrschende angesehen, aber ihr Studium rein der Physiologie zugewiesen und aufs schärfste von der Formenlehre als solcher getrennt. Da jedes beliebige Organ in der Reihe der Generationen Formveränderungen der erheblichsten Art erleiden kann und mit diesen oder richtiger als Ursache für dieselben funktionelle Änderungen einhergehen, welche ein und dasselbe Organ bald in dieser, bald in ganz andrer Funktion (»homologe« Organe) oder auch ihrer Abstammung nach verschiedene Organe in ein und derselben Funktion (»analoge« Organe) erscheinen lassen, so bildet sich eine besonders prägnante Bevorzugung der rein anatomischen Formänderung in der morphologischen Methodologie heraus, welche bewußt das Funktionelle, Physiologische vorerst beiseite setzt und ohne Rücksicht auf die bewirkenden Faktoren nur aus den gegebenen Dokumenten erschließen will, welchen Weg die Metamorphose als bloßes Naturereignis faktisch in der Vorgeschichte genommen hat. »Durch die Beurteilung der Homologien hat sich die vergleichende Anatomie als Teil der Morphologie von der Physiologie schärfer gesondert« (GEGENBAUR, l. c., S. 81).

Auf dem Gebiet der Entwicklungsgeschichte wird Morphologisches und Physiologisches in eben diesem Sinne geschieden; allerdings nur andeutungsweise, denn der damalige unentwickelte Zustand der Entwicklungsphysiologie mußte einen vorausschauenden Überblick über diesen inzwischen zum vollen Aufblühen geförderten Teil der Embryologie erschweren. Wenn nachträglich keine volle Würdigung der Entwicklungsphysiologie seitens der Begründer der Morphologie erfolgte, so kontrastiert dies mit den ersten programmatischen Äußerungen und sonstigen gelegentlichen Bemerkungen, ohne daß dafür eine Erklärung gegeben würde. Jedenfalls scheint mir an dem alten positiven Standpunkt prinzipiell nichts geändert zu sein[1] und ich halte mich hier an diesen. Am deutlichsten kommt derselbe bei HÄCKEL zum Ausdruck, welcher ja auch von den experimentierenden

siologie wurden eben ziemlich allgemein damals so unterschieden, wie schon GOETHE es getan und GEGENBAUR wie HÄCKEL mit ihren Schülern es heute tun (vgl. dazu J. V. CARUS, System der thierischen Morphologie. 1853). Es lag also diese Trennung gleichsam in der Luft und erfolgte an verschiedenen Orten gleichzeitig.

[1] M. FÜRBRINGER hat sich vor kurzem ähnlich ausgesprochen; s. Verhandl. anat. Vers. Halle 1902. S. 163.

Embryologen als einer der ihrigen anerkannt wird[1], da er als erster an Keimblasen von Schwimmpolypen operierte und die Entwicklung der Fragmente verfolgte. Er führt in der generellen Morphologie (I, S. 51) folgendes als Programm für die Physiologie an: »Von allen Bewegungserscheinungen des Organismus sind ihr (der damaligen Physiologie) diejenigen, welche die Bildung der organisierten Form veranlassen, verhältnismäßig am gleichgültigsten«. Es wird dann als »großer biologischer Forschritt« bezeichnet, »wenn es künftighin der Physiologie gelingen sollte, die allgemeinen Gesetze der organischen Formentwicklung physiologisch zu erklären, d. h. die Erscheinungsreihen der Morphogenie auf chemisch-physikalische Gesetze zurückzuführen.«

Dieser große biologische Fortschritt ist inzwischen eingeleitet. Ja, der Begründer der modernen Entwicklungsphysiologie, WILH. ROUX, legt besonderen Wert darauf, das mechanistische Ziel dieser Wissenschaft, welches auch HÄCKEL vorschwebte, hervorzuheben und bezeichnet sie deshalb als »Entwicklungsmechanik«. Vielen der späteren Entwicklungsphysiologen erschien diese Bezeichnung zu eng. H. DRIESCH brachte deshalb den Namen »Entwicklungsphysiologie« zur Geltung und folgte darin, wozu nach unsrer historischen Darlegung nichts hinzugesetzt werden braucht, einem wohl begründeten Herkommen. W. ROUX hat sich allerdings zu wiederholten Malen gegen die Bezeichnung »Entwicklungsphysiologie« gewandt und sie, abgesehen von erkenntnistheoretischen Gründen, auf welche weiter unten noch zurückzukommen ist, auch als historisch nicht oder nicht mehr zutreffend bezeichnet. Es unterliegt für mich jedoch keinem Zweifel, daß die historische Tradition über das, was Morphologie sein soll, bis heute bei allen, welche GEGENBAUR und HÄCKEL in der Auffassung dieser Wissenschaft folgen, essentiell unverändert und also lebendig geblieben ist, und daß diejenigen, welche sich mit DRIESCH zur Entwicklungsphysiologie bekennen, ebenfalls eine alte Überlieferung in unsre Tage hinein fortsetzen[2]. Allerdings sind unter

---

[1] D. BARFURTH, Die Forschungsrichtungen der Anatomie. Rede. Rostock 1903. S. 17.

[2] W. ROUX hatte die Freundlichkeit, einen kurzen Bericht über meinen Vortrag: »Versuch einer experimentellen Morphologie« gleich nach dessen Erscheinen einer ausführlichen Besprechung zu würdigen. Einen breiten Raum in dieser Kritik, welche meine experimentellen Resultate anerkennt, nimmt die Zurückweisung vermeintlicher Eingriffe meinerseits in das Gebiet der Entwicklungsmechanik ein. Ich gebe gern zu, daß der Vortrag nicht geeignet sein

denjenigen Medizinern, welche bei der üblichen Einteilung das Fach der Physiologie vertreten, die wenigsten heute so weit embryologisch geschult (was bei der Entwicklung der speziellen Technik und der gebräuchlichen Zuweisung der mikroskopischen Disziplinen zur Anatomie durchaus natürlich erscheint), daß sie dem Beispiel PFLÜGERS folgen könnten, welcher als Physiologe von Fach gleichzeitig und unabhängig von ROUX, dem Anatomen, den Einfluß der Schwerkraft auf das sich entwickelnde Froschei experimentell studierte und damit eine der ersten planmäßigen entwicklungsphysiologischen Arbeiten der modernen Ära lieferte. Es wird nie eine so scharfe Scheidung der wissenschaftlichen Betriebe möglich oder auch nur wünschenswert sein, daß der rein logische Gesichtspunkt maßgebend wäre, sondern die praktische Ausbildung des Forschers wird für die Möglichkeit, dem persönlichen Wissenschaftsideal in der Untersuchung nachzugehen, stets besondere Bedeutung behalten. Deshalb beteiligen sich heute mehr Anatomen von Fach als Physiologen am Ausbau der Entwicklungsphysiologie. Daß sie und andre »Fach«gelehrte (z. B. Zoologen, Botaniker) sich bei solchen Untersuchungen physiologisch betätigen, drücken viele besonders durch entsprechende Zusätze zum Titel ihrer Publikationen aus. Es wäre schlimm um die »Universitas« bestellt, wenn die Freizügigkeit der Forschung hier Schranken fände und das Physiologische an sich weniger physiologisch würde, weil es vom Anatomen betrieben wird.

Die moderne Entwicklungsphysiologie ist bald eine eifrig ge-

---

konnte, meine Ansichten klar auseinanderzulegen, zumal in der knappen Form des Autorreferats (Münchener med. Wochenschr. 1903. Nr. 47). Dagegen hoffe ich, daß die vorliegenden Ausführungen, welche damals in nuce konzipiert waren und nur wegen Überhäufung mit andern Verpflichtungen bisher unveröffentlicht blieben, die Bedenken in dieser Hinsicht zerstreuen werden. Ich gehe deshalb nicht ausdrücklich auf die »Besprechung« von ROUX ein. Nach einer Richtung bedaure ich besonders, eine Priorität nicht mehr geltend machen zu können, da es mir eine ehrenvolle Pflicht gewesen wäre, als erster nachzuweisen, welche Elemente der »Morphologie« in der vorhandenen Experimentalembryologie von verschiedenen Forschern, insbesondere von W. ROUX selbst, zusammengetragen oder programmatisch entwickelt wurden. Auf welchem Standpunkt ich hier stehe, ist aus diesem und besonders dem nächsten Kapitel ohne weiteres ersichtlich. Mein »Versuch« sollte also nicht in schon vorhandene Gebiete der Entwicklungsphysiologie hineinführen, sondern einer wissenschaftlichen Betrachtung gelten, welcher ROUX auch in jener »Besprechung« noch das Prädikat »Logos« im wesentlichen versagt und welcher deshalb das Interesse der experimentierenden Embryologen zuzuführen wohl eines Versuches wert ist.

pflegte, in ihren Zielen klar erkannte Wissenschaft geworden. Was die Gestaltungsprinzipien, welche PANDER und W. HIS aufstellten, in Fortführung und Vervollkommnung älterer ähnlicher Vorstellungen anstrebten, aber mangels geeigneter Methoden nur unbefriedigend oder meist sogar falsch beantworteten, ist heute auf eine klare Formulierung und sichere methodologische Basis gestellt. Gegenüber der morphologischen Betrachtung, welche die Ontogenie als Folge gestaltlicher, formaler Änderungen des Organismus untersucht, ist von W. ROUX, welcher hier die Wege wies, folgende Überlegung systematisch auf alle Kategorien von Entwicklungsprozessen angewendet worden:

»Jede Änderung eines Zustandes oder Geschehens muß durch etwas bewirkt werden, denn nichts kann von selber seinen Zustand der Ruhe oder Bewegung ändern. Dieses Wirkende nennen wir die Ursachen oder Faktoren des Geschehens. ... Sollen wir nicht streben, auch diese Kenntnis, soweit es irgend möglich ist, uns anzueignen?«[1] Die Methode, jene Faktoren zu analysieren, ist vor allem das Experiment. Und gerade die Einführung des Experiments, nicht in die Embryologie als solche (denn das hatten schon frühere getan), sondern in das Studium ontogenetischer Wirkungsweisen ist das, was W. ROUX zum eigentlichsten Begründer der »Entwicklungsmechanik«, wie er seine Wissenschaft benannt hat und mit Vorliebe nennt, oder »Entwicklungsphysiologie« (DRIESCH) machte.

Eine besondere Betrachtung erfordert die Stellung von W. ROUX und H. DRIESCH zur Morphologie. Bei beiden und vielen andern Autoren, die darin mit ihnen übereinstimmen, hat sich gegenüber dem, was unter Morphologie seit Schaffung dieses Begriffs bis heute verstanden und oben reproduziert worden ist, eine radikale Änderung vollzogen. Ich glaube, es ist unberechtigt, eine eingebürgerte Bezeichnungsweise, solange dieselbe zahlreiche überzeugte Verfechter besitzt, in andrer Bedeutung zu verwenden als diejenige war, welche ihr Erfinder ihr gab. Ausnahmen mag es ja geben bei obsolet gewordenen Namen, die in veränderter Bedeutung wieder neues Leben gewinnen oder bei Änderungen, welche das Sprachgefühl im allmählichen Wandel vornimmt, dem wir alle unterliegen. »Man darf

---

[1] WILH. ROUX, Vorträge und Aufsätze über Entwicklungsmechanik der Organismen. Heft 1: Die Entwicklungsmechanik, ein neuer Zweig der biologischen Wissenschaft. Leipzig 1905. S. 4.

alteingebürgerte Kunstausdrücke der Wissenschaft nicht ganz beliebig, aller Überlieferung trotzend, gebrauchen«, hat DRIESCH jüngst[1] geschrieben. Wir möchten diese beherzigenswerten Worte auf des Autors eigne Ausführungen in den kritischen Erörterungen »Von der Methode der Morphologie« (l. c.) anwenden. GOETHE, welcher in jenem Aufsatz als einer der unmittelbaren Vorarbeiter »zukünftiger« Morphologie besonders genannt wird (S. 47 Anm. 1) und also gegenüber der radikalen Aburteilung der meisten neueren Morphologen hervorgehoben ist, hat kurz und knapp gesagt »Gestaltenlehre ist Verwandlungslehre« (s. S. 5) und die Morphologie auch physiologischen Untersuchungen gegenüber autonom gedacht. DRIESCH erkennt nur eine »Umwandlungsphysiologie« als Wissenschaft an, die heutige wissenschaftliche Morphologie enthält nur die Frage nach »der Gesetzlichkeit des allgemeinen sich Entwickelns, ist Entwicklungsphysiologie« (l. c., S. 42 Anm.), alles andre, also die Morphologie GOETHES bis auf unsre Tage, ist nur Historie, und (an andrer Stelle): »Das Historische wird sich wahrer biologischer Systematik vielleicht einst als nebensächlicher Anhang angliedern«[2]. W. ROUX, obzwar im allgemeinen weit entfernt von solcher Geringschätzung der historischen Wissenschaften in der Biologie, geht trotzdem gelegentlich ebenso weit, indem er denjenigen eine willkürliche Einschränkung des »Logos« vorwirft (also dessen, was die Morpho»logie« doch eigentlich ausmacht), welche »das Geschehen durch die physikalisch gestaltenden Wirkungsweisen . . . als nicht der Morphologie zugehörig beurteilen«[3].

Es machen diese Forscher den Anspruch, daß die Entwicklungsphysiologie nicht nur eine andre Betrachtungsweise der Natur als die Morphologie lehre und dadurch zur Ergänzung des morphologisch Erkannten notwendig sei — worin alle einig sind —, sondern daß ohne sie eine Morphologie in der Wissenschaftslehre überhaupt keinen Platz habe[4]. Es darf dabei nicht übersehen werden, daß nament-

---

[1] H. DRIESCH, Naturbegriffe und Naturarteile. Analytische Untersuchungen zur reinen und empirischen Naturwissenschaft. Leipzig 1904.

[2] H. DRIESCH, Die Selbständigkeit der Biologie und ihre Probleme. Süddeutsche Monatshefte. Bd. I. 1904. S. 17.

[3] W. ROUX, »Besprechung« s. oben, l. c., S. 531.

[4] Ähnlich hat sich auch O. HERTWIG ausgesprochen, der zwar eine »morphologische Richtung« und eine »physiologische Richtung« der Embryologie in seiner Übersicht der Entwicklung der Wissenschaft im letzten Säculum (Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere.

lich von W. Roux viele Stellen aus seinen Arbeiten geltend gemacht werden könnten, in welchen der wissenschaftliche Wert der vergleichenden Methode ausdrücklich anerkannt wird. Freilich sind gerade diese Stellen den Heißspornen unter den Entwicklungsphysiologen wieder Gegenstand besonderer Angriffe geworden. Auch darf nicht verschwiegen werden, daß von morphologischer Seite vielfach Urteile über die Aufgaben und Ziele der Entwicklungsmechanik und Entwicklungsphysiologie laut wurden, welche das Wesentliche dieser Wissenschaft nicht anerkannten oder direkt verkannten[1].

So ergeht sich hier vielfach die Leidenschaftlichkeit der Streitenden in Tusch und Contretusch; die inneren Gegensätze dagegen sind vielfach nicht so groß, wie man danach denken könnte. Es geht ähnlich zu, wie bei dem einst berühmten Streit zwischen Cuvier und Geoffroy, bei welchem schon die Beziehungen zwischen Gestalt und Wirkungsweisen behandelt wurden, und das große Publikum nur die Gegensätze und Streitpunkte, Sieger oder Besiegte sah, ein Zuschauer wie Goethe aber erklärte, der Streit bestehe eigentlich nur »in Kleinigkeiten«, in »Wortwendungen« (VIII, S. 119).

Auch heute ergibt sich ein Zwiespalt nur dann, wenn man übersieht, daß erkenntnistheoretisch beide Wissenschaften ihre ureignen, nicht aufeinander beziehbaren Werte haben. Sie beruhen in letzter Linie auf Tendenzen, mit welchen wir an die wissenschaftliche Arbeit herantreten, um die empirische Wirklichkeit einzuteilen. Es sind die beiden einzig möglichen Arten von Wissenschaften, die überall in der Wissenschaftslehre Anwendung finden; eine dritte Art empirisch-wissenschaftlicher Behandlung ist uns nicht gegeben[2]. Die eine »causal« zu nennen und der andern diese Eigenschaft versagen zu wollen, beruht auf einseitiger Formulierung, auf »Wortwendungen«. Beide sind »causal«; freilich ist die morphogenetisch-historische Causalität andrer Art als die morphogenetisch-physiologische.

Es sei mir gestattet, an dem Beispiel der Sprachwissenschaft zu erläutern, inwiefern historische und gesetzliche Causalität gegen-

1. Lief. 1901) unterscheidet, aber dabei die Morphologie nicht als historische, sondern als Gesetzeswissenschaft interpretiert. Ebenso Davenport in seiner: »Experimental Morphology«.

[1] Vgl. die gegen E. Häckel gerichteten Bemerkungen von Barfurth (Die Forschungsrichtungen, l. c., S. 22) und W. Roux (Vorträge und Aufsätze, l. c., S. 252).

[2] Vgl. H. Rickert, Die Grenzen der naturwissenschaftlichen Begriffsbildung. Eine logische Einleitung in die historischen Wissenschaften. Freiburg-Leipzig. 1896—1902.

einander abgegrenzt werden können. Der Lautwandel beruht auf zwei ganz verschiedenen psychischen Tätigkeiten. Einmal unterliegt die Psyche bestimmten Bedingungen, unter denen unser ganzes psychisches Leben, also auch die Sprachbildung verläuft. Hier lassen sich durch Verallgemeinerung Gesetze (psycho-physische Gesetze) aufstellen. Es ist dies die eine psychische Causalität der Sprache. Ein andermal tritt die Psyche als Vermittlerin und Erhalterin der Sprache auf, welche tatsächlich das Geschaffene weitergibt und dadurch von Individuum zu Individuum, von Stamm zu Stamm und Volk zu Volk eine historische Evolution der Sprache ermöglicht. Dieser Strom würde versiegen, wenn nicht bei dieser Weitergabe des Geschaffenen die Psyche des einzelnen selber schöpferisch aufträte, indem sie durch unbegrenzt variierende Verknüpfung der Associationen im Einzelindividuum den Lautwandel erzeugte[1]. Sie wirkt hier als unbedingte Ursache, autonom. Die psycho-physischen Gesetze stellen die Psyche als Bedingtes dar, erklären also nicht ihr unbedingtes, schöpferisches Wirken. Diese beiden Seiten des Lautwandels, sein Zustandekommen aus psychischer Association einer ungeheuren Mannigfaltigkeit von historischen Ereignissen, welche die Grammatik zu Regeln verallgemeinert, und seine Herleitung aus der schöpferischen Tätigkeit der Psyche bilden die psychische Causalität der Sprache als Geschichte. Die Sprachwissenschaft ist also fast ausschließlich historische Wissenschaft: eine causale Wissenschaft der Sprachgeschichte.

In der Embryologie, als einem Zweig der Biologie, lehrt die Entwicklungsmechanik die physikalischen Naturgesetze kennen, welche, analog den Gesetzen der Psychologie in der Sprachwissenschaft, die für uns auflösbaren Wirkungsweisen des organischen Geschehens bilden. Ob es in der Biologie etwas dem Psychischen analoges gibt, unterliegt bekanntlich in unsern Tagen wieder lebhafter Controverse. Der Neovitalismus hält eine Autonomie der biologischen Vorgänge, speziell in der Embryologie für erwiesen. Das »Gesetz« der Entelechie (Driesch) hätte neben den physikalischen Gesetzen auch in der Entwicklungsphysiologie, nicht dagegen in der Entwicklungsmechanik Platz. Für die rein logische Wissenschaftslehre hat also erstere Bezeichnung den Vorzug; im übrigen interessiert uns hier wegen der rein philosophischen Begründung der Vitalismus nicht, ja ich möchte

[1] Vgl. K. Vossler, Sprache als Schöpfung und Entwicklung. Eine theoretische Untersuchung mit praktischen Beispielen. 1905.

dahin gestellt sein lassen, ob nicht vielmehr die »primäre Zweckmäßigkeit« (G. Wolff) historischen Charakter hat.

Abstrahieren wir also von allem etwa dem Psychischen direkt Vergleichbaren in der Embryologie, so bleibt doch die deutliche Parallelität mit unserm Beispiel, der Sprachwissenschaft, darin, daß zwei Wege der Betrachtung möglich sind und entsprechend zweierlei Arten von Causalität: gesetzliche und historische. Die erste analysiert die ursächlichen Wirkungsweisen in der Entwicklung und formuliert daraus die physikalischen Gesetze des Wirkens, Schaffens und Erschaffens in der organischen Natur. Die andre analysiert die Specifität der Formwandlung, welche Bewirktes und Erschaffenes in tatsächlicher historischer Reihenfolge überträgt und erhält. Für sie sind die Typen der Formwandlung aus Verallgemeinerung und Gruppierung des ungeheuren individuellen Materials gewonnen und also historisch.

Obgleich also die Morphologie eine rein historische Wissenschaft ist, so ist sie darum nicht minder Sache des Naturforschers. Es ist eine Unmöglichkeit, sie mit denjenigen historischen Wissenschaften, welche die Philologen beschäftigen, zu vereinigen. Das hat die Menschheit stets erkannt, und immer sind diejenigen, welche morphologische Fragen wie der uralte Descendenzgedanke in seinen primitiven Formen beschäftigten, als Naturphilosophen, nicht, wie Kant wollte, als Archäologen bezeichnet worden. Darin liegt die Stärke der Morphologie, daß sie als historische Wissenschaft eine unveräußerliche und unvergängliche Seite der Biologie darstellt. So kann auch die Morphologie in der Ontogenese vielleicht durch das Auf und Ab modischen Wissenschaftsbetriebs vorübergehend zurücktreten; dafür ereignen sich aber auch wieder Perioden übermäßiger Bevorzugung vor der Entwicklungsphysiologie. Die Summe muß Gleichmaß in der Beschäftigung mit der Embryologie und aller Biologie nach den beiden Seiten der Betrachtung sein, welche wir der Natur überhaupt entgegenzubringen vermögen.

Man wird nun einwenden, daß die Entwicklungsphysiologie deshalb der Morphogenie als Wissenschaft überlegen sei, weil sie wirklich beweisen könne. In der Tat sind die Gesetze in der Biologie wie die Gesetze der Physik und Chemie der Art, daß die Abhängigkeiten aus ihnen sich mit Notwendigkeit ergeben. »Wohl können wir irren, aber unsre Gegner können nie wissen« (Driesch, Meth. d. Morph., S. 45). Es ist wahr, der Morpholog kann nie in dem Sinn beweisen und wissen wie der Physiolog, weil das historische Denken

ein andres ist als das physikalische. Überlassen wir es den Philosophen, darüber nachzugrübeln, warum trotzdem das eine so notwendig ist wie das andre, und zu zeigen, »daß der Wille zur Geschichte ebenso überindividuell und notwendig ist wie der Wille zur Naturwissenschaft«[1]. Jeder von uns fühlt es in sich, daß die historisch-causale Betrachtungsweise der Morphologie zur Aufklärung der empirischen Wirklichkeit ebenso nötig ist wie die gesetzlich-causale der Physiologie, und daß nur das Interesse der Forscher je nach Veranlagung und Geschmack den einen dazu bestimmt, überwiegend diese, den andern jene Seite des Denkens zu pflegen. So ist uns die morphologische Forschung etwas in unserm Wesen Gegebenes. Die Frage ist nicht die, ob die historische Morphogenie zur Wissenschaft gehört, sondern wie wir sie pflegen sollen.

2. Das Experiment am Embryo als morphologische Methode.

Es dürfte am zweckmäßigsten sein, die Ontogenie dann, wenn sie mit Hilfe des Experiments studiert wird, als experimentelle Entwicklungsgeschichte (Experimentalembryologie) zu bezeichnen, wie das bereits vielfach üblich ist. Es wird damit rein äußerlich die Methode des betreffenden Untersuchungsgebietes gekennzeichnet, wie etwa bei einem Zweig der Anatomie in der Benennung »mikroskopische Anatomie«, aber nichts über den wissenschaftlichen Charakter ausgesagt. Solche Bezeichnungen werden immer notwendig bleiben, weil das Technische den Forscher versatil in der Anwendung seiner

[1] Rickert, l. c., S. 687: Hier ist »Naturwissenschaft« in dem Sinn der nomothetischen Wissenschaften Windelbands gebraucht. Der Verf. erkennt aber ausdrücklich den historischen Bestandteil in der Biologie an und bemerkt gegen Driesch: »Es spricht aus diesem Kampfe ... ein voller Mangel an Verständnis für den Wert des Historischen, denn Ahnengalerien sind nicht immer langweilig und die Abstammung des Menschen besitzt gewiß wissenschaftliches Interesse« (S. 292). Diesen historischen Bestandteil von der Bezeichnung »Naturwissenschaft« auszuschließen, wie es Rickert mit Windelband tut, ist eine rein logische Anwendung des Wortes Naturwissenschaft, welche dem allgemeinen Sprachgefühl zuwiderläuft. Denn die nomothetischen Wissenschaften Windelbands — nomothetisch und idiographisch sind ebenfalls zu enge Bezeichnungen, wie schon Rickert zugibt — umfassen in der Biologie nur die physiologischen Wirkungsweisen, schließen dagegen das eigentlich Morphologische aus. Es geschieht dies von Windelband und Rickert völlig bewußt. Meine Einwendung richtet sich also nur gegen die Bezeichnung (vgl. auch A. Hettner, Das System der Wissenschaften. Preuß Jahrb. Bd. 122. 1905. S. 255).

Arbeitsideen bei der Untersuchung macht, und deshalb der Mikroskopiker in den verschiedensten Zweigen makroskopisch unzugänglicher Wissenschaftsgebiete zu Hause sein wird; ebenso wird der experimentierende Embryolog nicht nur einen wissenschaftlichen Zweig seines Gebiets pflegen, sondern durch seine Methode zu allen geführt werden, wenn ihm schon eine Seite zum Ausgangs- und Sammelpunkt dient.

Die eine Anwendung des Experiments, nämlich die Verwertung desselben zur Behandlung entwicklungsphysiologischer Probleme hat zu einer glänzenden Entwicklung dieser Wissenschaft geführt. Für morphologische Fragen ist das Experiment in der Embryologie noch nicht systematisch verwendet worden. Es liegen wohl verschiedene experimentelle Feststellungen in der Literatur vor, welche aus entwicklungsphysiologischen Tendenzen heraus in Angriff genommen und gewonnen wurden, welche aber auch für morphologische Fragen verwendbar sind, da viele deskriptiv experimentelle Ergebnisse beiden Forschungsrichtungen zur Grundlage dienen. Die Frage jedoch, an welchen Stellen die experimentelle Embryologie einzusetzen hat, um der historischen Morphologie dienstbar zu werden, ist zwar von W. Roux hin und wieder programmatisch gestreift, aber nicht eigentlich untersucht worden.

Diese Aufgabe stellen sich die hier folgenden Aufsätze. Die Absicht besteht darin, von speziellen Fällen experimentell ermittelten Embryonalgeschehens ausgehend zu zeigen, welche morphologischen Probleme oder Beziehungen zu solchen sich ergeben und wie dieselben auf diesem Wege zur Lösung geführt oder derselben genähert werden können. Es ist mißlich, im Voraus und den speziellen Abhandlungen vorgreifend, bestimmen zu wollen, welche Aussichten im einzelnen bestehen. Wenn ich deshalb hier einige einleitende Erläuterungen über die Absichten dieser »Beiträge« vorausschicke, so geschieht es nur, um vorläufig zu zeigen, daß überhaupt Aussichten vorhanden sind und nach welchen Richtungen hin. Ich habe mehrere Jahre verstreichen lassen, ehe ich mich durch spezielle Ergebnisse eigner Untersuchungen für hinreichend orientiert hielt, meinen Plan zu verwirklichen. Auf diese Erfahrungen stütze ich mich bei dieser Voranzeige.

Die Verwertung der embryologischen Geschehnisse für morphologische Untersuchungen geht von der Voraussetzung aus, daß die Ontogenie Rekapitulationen der Stammesgeschichte in sich enthält. Warum und inwiefern der Organismus gezwungen ist, seine Ontogenie

immer wieder mit dem Ei zu beginnen, warum eine Stufenleiter nötig ist, welche den einfachsten Zustand allmählich dem Entwickelten zuführt, das sind Fragen, in welche wir durch die modernen Untersuchungen über die Konstitution der Zelle und vor allem der Kernsubstanzen immer mehr Einsicht gewinnen und welche das höchste Interesse des Biologen beanspruchen. Die Morphologie begnügt sich dagegen mit der Tatsache, daß in der Embryologie eines bestimmten Tieres Zustände auftreten, welche sonst nur niederen Organisationen oder deren Embryonalformen entsprechen. Sie brauchen mit denselben nicht in jedem einzelnen Punkt übereinzustimmen; es genügt ein Gleichsein besonders markanter Merkmale. Es projiziert sich so das Historische der Formwandlung teilweise noch in die Gegenwart.

Die Vorstellung der Descendenz als Blutsverwandtschaft besagt, daß solchem Historischen in der Embryologie ein wirklicher, materieller Überrest früherer Formzustände zugrunde liegt, daß also die Chorda eines höheren Säugerembryo das durch Vererbung übermittelte Produkt von Vorläufern des Wirbeltierstammes ist, welchem jetzt noch die niedersten Formen der Fische nahe stehen. Chorda eines Säugetiers und eines Selachiers sind spezielle Endzustände sich verschiedentlich verwandelnden einheitlichen Materials. Nur dadurch enthält die Ontogenie reelle Werte nach Art historischer Dokumente. Diese Vorstellung ablehnen, also eine rein ideelle Wiederholung früherer Zustände in der Ontogenie annehmen, heißt einmal auf die Auffassung zurückgehen, welche bereits in der früheren naturphilosophischen Schule die übliche war (z. B. Burdach: Über die Aufgabe der Morphologie, Leipzig 1817, S. 38), läuft aber vor allem darauf hinaus, daß die Ontogenie überhaupt ohne den ihr eigentümlichen Wert für eine historische Morphologie der Organismen im Ganzen sein müßte. Sie enthielte wohl moderne Analogien zu historischen Fakta und könnte letztere anschaulich machen wie etwa ein Seifenschaum die Gestalt des Protoplasmas. Als wissenschaftliches Objekt für das historische Studium kommt aber das Original in Betracht, von welchem die Ontogenie nur dann etwas enthalten kann, wenn Teile desselben auf dem Wege der Zeugung (durch Kontinuität des Keimplasmas) noch in sie gerettet und in ihr enthalten sind. Ontogenetische Verwandtschaft zweier Organismen will sagen, daß von demselben Urahn ererbtes Material in beiden zum Vorschein kommt. Divergenz von einem Punkt ist der Typus der Blutsverwandtschaft. Divergenz von parallelen Linien, wie sie

Hatschek und Rabl[1] annehmen, heißt sie in dem für uns Wesentlichsten leugnen.

Mit Hilfe des Experiments sind wir imstande, die morphogenetischen Verwandlungen vielfach dort in der Embryologie aufzudecken, wo wir sie mit unsrigen sonstigen (makro- und mikroskopischen) Hilfsmitteln nicht erkennen können. Es gilt dies zunächst für die ersten Anlagen der Organe. Darüber, daß diese für historische Probleme ganz besondere Bedeutung haben, sind alle Forscher einig. v. Bär war es, der diesen Weg wies, indem er fand, daß alle Verschiedenheiten der Art- und Gattungsmerkmale um so mehr in der Ontogenese verschwinden, je mehr wir rückschreitend in der Embryologie dem Ei uns nähern. Übereinstimmungen in den Anlagen desselben Organs bei verschiedenen Embryonalformen sind um so eher zu erwarten, je mehr wir von älteren zu jüngeren Stufen der Ontogenie und speziell zur frühesten Anlage vordringen. Hier liegen also die materiellen Reste des gemeinschaftlichen Erbes verschiedener Formen noch zusammen; durch die folgende Divergenz in der Entwicklung werden sie erst umgebildet und verwischt.

Die Frage ist zunächst diese: was haben wir unter ersten Anlagen eines Organs zu verstehen? Hier beginnt die verschiedene Auffassung der Autoren. Von sehr vielen Forschern wird die optisch sichtbare »erste Anlage« für das entscheidende gehalten. Selbstverständlich mußte man ihr so lange besondere Bedeutung beimessen, als man kein Mittel sah, die jenseits des heute mikroskopisch Erkennbaren sich abspielenden Ereignisse wahrzunehmen. So sind die Hinweise vorsichtiger Autoren, welche behaupteten, die »Anlagen« in diesem Sinne hätten nur provisorischen Charakter, weil sie eine spätere Etappe in dem Augenblick, wo sie sichtbar wird, darstellen, zunächst nur Hypothesen gewesen (z. B. bei Mehnert, Thilenius u. a.). Das Experiment gibt hier Gewißheit. Es ist z. B. von Harrison[2]

---

[1] C. Rabl, Über den Bau und die Entwicklung der Linse. III. Teil. Rückblick und Schluß. Leipzig 1899. Rabl beruft sich hier auf C. E. v. Bär. Es sei aber daran erinnert, daß v. Bär, wenn er auch später die Descendenz in der Begründung des Darwinismus nicht oder nur zum geringsten Teil gelten ließ, doch embryonale Übereinstimmungen der Keime als historisch bezeichnete — und zwar lange vor Darwin —, indem er ausdrücklich sagte, »daß die einfache Blasenform die gemeinschaftliche Grundform ist, aus der sich alle Thiere nicht nur der Idee nach, sondern historisch entwickeln«. K. E. v. Bär, »Über Entwicklungsgeschichte der Thiere. Beobachtung und Reflexion. I. Theil. Königsberg 1828. S. 223, 224.

[2] R. S. Harrison, Experimentelle Untersuchungen über die Entwickelung

gezeigt worden, daß bei der Entstehung der Seitenorgane der Anuren anscheinend im Rumpf auftauchende »erste Anlagen« doch in Wirklichkeit vom Kopfe her in den Rumpf einwandern und dort angelangt unter typischen Umständen erst sichtbar werden. Hier haben wir es mit epithelialen Organen zu tun, welche im allgemeinen durch ihren wohl begrenzten Verband gegenüber andern Gewebsbildungen verhältnismäßig früh in der Ontogenie auch mit unsern heutigen optischen Hilfsmitteln zu erkennen sind. Dasselbe gilt für diejenigen Mesodermformationen, welche als »Mesothelien« bezeichnet werden, d. h. welche als geschlossene epitheliale Bezirke auftreten. Noch viel aussichtsreicher für die experimentelle Prüfung erscheinen alle solche Embryonalbezirke, deren Grenzen von vornherein ganz unbestimmt und undeutlich unter dem Mikroskop erscheinen. Vergleichen wir z. B. bei der Muskularisierung der Extremitäten diejenigen Embryonalprozesse, bei welchen epitheliale Muskelknospen, also »Mesothelien«, gebildet werden mit solchen, bei welchen das Mesoderm vor Sichtbarwerden der eigentlichen Muskelanlagen aus diffus zerstreuten Zellen besteht, so können wir im ersteren Fall mikroskopisch den Weg klar übersehen, welchen das Material von den Myotomen aus nimmt, bis die Muskelanlagen in der Extremität gebildet werden; im letzteren Fall dagegen sind wir ganz im Unklaren, ob überhaupt bereits Muskelzellen als solche determiniert sind, bevor sie innerhalb der Gliedmaßen sichtbar werden. Gerade solche »Mesenchyme«, also die aus zerstreuten Mesodermzellen heraus sichtbar werdenden »ersten Anlagen« scheinen mir deshalb der experimentellen Analyse die größten Aussichten zu bieten, um die vermeintlichen Frühstadien erst als spätere, uns nur zufällig zuerst sichtbar gewordene nachzuweisen. Hierhin gehören also Untersuchungen über die meisten mesodermalen Organe, wie Anlagen von Skeletcentren, Muskeln, von Teilen des Excretions- und Geschlechtssystems usw., sowie alle die Fälle, wo die Beziehungen der Elemente zu den Keimblättern auf Grund

---

der Sinnesorgane der Seitenlinie bei den Amphibien. Archiv für mikr. Anat. Bd. 63. 1903. — Ich habe im vergangenen Winter bei *Selachier*-Embryonen experimentell denselben cranio-caudalen Verschiebungsprozeß des Materials für die Seitenorgane wie bei Amphibien nachweisen können und werde dies in einer der folgenden Abhandlungen ausführlich mitteilen. Gerade bei *Selachiern* wurde aber am bestimmtesten auf Grund des mikroskopisch Sichtbaren behauptet, die »Anlagen« seien im Rumpf lokalisiert und der Lateralis sei historisch »die zur Commissur gewordene Vereinigung kleiner metamerisch angelegter receptorischer Centra« (A. Dohrn, 19. Studie. S. 252. Mitth. der Zool. Station Neapel. Bd. 15. 1901).

mikroskopischer Untersuchungen unsicher sind. Die Transplantationen von Gliedmaßenanlagen bei Anuren[1], welche auf derartige Fälle abzielten, wurden deshalb von mir zuerst ausgearbeitet.

Die Aufgabe, welche hier gestellt wird, nämlich den Ort der ersten Materialdifferenzierung zu finden, bezeichnete bereits His (1874) als ein Postulat der Embryologie. Daß außer durch mikroskopische Beobachtung rein deskriptiv mittelst des Experiments bestimmt werden kann, in welcher Weise topographisch Materialien im Keim orientiert sind, zeigten gleich bei Beginn der modernen experimentell-embryologischen Ära (1883) die Versuche von Roux und Pflüger am Froschei, in welchen die Richtung der ersten Teilungsebene bei der Furchung zur Richtung der späteren Medianebene des Keimes festgestellt wurde. Da die Drehung des Eies in der Gallerthülle bei gewöhnlicher Untersuchung ein Erkennen der tatsächlichen formalen Verhältnisse verhindert, so beweisen diese Eingriffe zugleich, daß das Experiment der rein optischen Untersuchung in diesem Fall überlegen ist. Es ist denn auch als formal analytisches Experiment (Roux) von vielen Autoren z. B. bei der Deskription von Vorgängen der Gastrulation und der Keimblätterbildung an den verschiedensten Objekten verwendet worden und verfügt heute über ein wohl gerüstetes Arsenal von speziellen Methoden. Obgleich also hier viele Wege zum Ziel führen, möchte ich die Bornsche Methode ganz besonders hervorheben.

Die Bornschen »Verwachsungsversuche mit Amphibienlarven« (Leipzig 1897) bestehen bekanntlich darin, daß Stücke von zwei verschiedenen Amphibieneiern derselben oder verwandter Arten miteinander verheilt werden und dann ein neues, unter Umständen normal entwicklungs- und lebensfähiges Wesen ergeben. Born selbst starb zu früh, um die Früchte dieser Methode zu ernten. Er konnte als wissenschaftliches Resultat aus seinen als Schaustücke in weitesten Kreisen Interesse erregenden künstlichen Mißbildungen nur eine allerdings ganz eklatante Bestätigung des hohen Grades von Selbstdifferenzierungsvermögen ableiten, welches aber auch sonst schon bei Amphibien in entsprechenden Entwicklungsstadien bekannt war. R. S. Harrison (1898[2]) hat zuerst das Erbe Borns fruchtbar ge-

---

[1] Vorläufige Berichte siehe Sitzungsberichte mediz. Sektion des naturhist. mediz. Vereins Heidelberg in Münchener med. Wochenschr. Jahrg. 1903. Nr. 47. 1904 Nr. 36. 1905 Nr. 36. Verhandl. anat. Ges. Jena 1904. S. 53—66. Anat. Anzeiger. Bd. XXVI. 1905. S. 433—479.

[2] R. S. Harrison, The growth and regeneration of the tail of the frog

macht, indem er erkannte, daß bei Auswahl verschieden stark pigmentierter Eistücke rein äußerlich an der Farbe zu erkennen sei, wie sich bei der Komposition von der Verheilungsstelle aus das Material des einen Komponenten (Haut und Hautorgane) in den Rayon des andern hineinschiebt.

Mein Bestreben war es, indem ich von ähnlichen Überlegungen wie HARRISON ausging, eine allgemeine Verwendbarkeit der BORNschen Methode für die Lokalisationsfrage auszuarbeiten. Da im allgemeinen das Selbstdifferenzierungsvermögen der Komponenten feststand und deshalb zu erwarten war, daß die typische Entwicklung eines jeden Stückes durch den operativen Eingriff nicht alteriert werden würde, so war a priori die Möglichkeit gegeben, an allen Merkmalen der typischen Morphogenie zu erkennen, welche Entwicklungsbahnen ein bestimmtes Material einschlägt. Es kommt also nicht nur darauf an, daß wir an der Färbung oder an andern strukturellen Eigenschaften der Zellen oder Zellkomplexe von vornherein festzustellen vermögen, wie sich sichtbar die Materialverschiebungen vollziehen; es wird sich vielmehr auch aus den späteren Produkten nach den gebräuchlichen Methoden der mikroskopischen Embryologie noch feststellen lassen, ob sich ein Organ oder Organteil aus einem bestimmten, artlich charakterisierten Material entwickelt hat, auch wenn die Entwicklung ihrerseits anfänglich unsichtbar verläuft. Denkt man sich z. B. das für die mikroskopische Betrachtung anscheinend aus ganz gleichartigen Mesodermzellen bestehende Anfangsstadium der Extremitätenentwicklung, die Gliedmaßenknospe, einer bestimmten Species als die eine Komponente und den Rumpf einer andern, von jener Species durch ihre Charaktere deutlich verschiedenen als die zweite Komponente, so wird die Pigmentierung, der Dotterreichtum u. a. gegebenenfalls für gewisse Zellen anzeigen, ob dieselben in der weiteren Entwicklung an ihrem Ort verbleiben oder sich verschieben. Ob also etwa alles Material für das Integument in der Gliedmaßenknospe selbst gelegen ist, oder ob vom Rumpf solches als Ergänzung in dieselbe hineingelangt. Es wird aber immer eine Reihe oder sogar nur solche Bestandteile des Gliedmaßenmateriales geben, bei welchen unmittelbar nach der Komposition nicht sichtbar zu machen ist, ob dieselben in loco bleiben oder ob sie sich verschieben, um an einem andern Ort, etwa im

---

larva studied with the aid of BORNS Method of grafting. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. VII. 1898, und Experimentelle Untersuchungen usw. siehe S. 23 Anm.

Rumpf, erst sichtbar zu werden. Diese werden jedoch der Analyse im späteren Verlauf der Entwicklung wieder zugänglich, wenn sich die spezifischen Merkmale der Gliedmaßenorgane mikroskopisch nachweisen lassen. Ist die Komposition so vorgenommen worden, daß die Knospe an einem Teil des Rumpfes angeheilt ist, an welcher in der typischen Entwicklung keine Extremität gebildet wird, so lassen sich Materialien, die etwa in den Rumpf hineinwanderten, daran erkennen, daß an den betreffenden Stellen auf einmal spezifische Gliedmaßenteile sichtbar werden. War die Komposition so eingeleitet, daß die Knospe der fremden Species A an Stelle einer typisch vorhandenen, aber vorher operativ entfernten Gliedmaßenanlage gesetzt wurde, so entwickelt sich im Rumpf dieser andern Species B alles, was aus Rumpfmaterial entsteht, nach dem Typus B; das jedoch, welches erst durch nachträgliche Verlagerung von Gliedmaßenmaterial in den Rumpf hinein zur Entfaltung kommt, wird nach dem Typus der Species A entstehen und deshalb seiner Form und Struktur nach von den typischen Teilen der Species B, welche es ersetzt, unterschieden werden können. Natürlich hängt alles davon ab, daß die beiden Komponenten richtig ausgewählt werden. Es müssen einmal die strukturellen Eigenschaften der Organe, wie etwa bei Knochen die Form, Zahl und Verteilung der einzelnen Elemente des Knochengewebes, bei beiden Komponenten hinreichend verschieden sein, um von einem gewissen Stadium ab beide voneinander sondern zu können; oder die plastisch-anatomische Entwicklung der Organe muß diese Unterscheidung ermöglichen, also etwa, um beim Skelet unsres Beispiels zu bleiben, die Gestalt des Schultergürtels, die Art, wie sich die einzelnen Teile derselben, Scapula, Coracoid und Procoracoid zu spezifischen Formen bilden und sich gegenseitig zueinander und zu ihrer Umgebung verhalten. Strukturelle und plastisch-anatomische Merkmale dienen hier als Mittel der Embryonalanalyse, eine Bezeichnung, welche Boveri bei der Analyse des Zellkerns (Verhdl. phys. med. Ges. Würzburg 1902) einführte. Ähnlich wie dort die Ordnung und Bewegung der Chromosomen in künstlich hergestellten mehrpoligen Mitosen, obgleich sie direkt nicht sichtbar sind, doch aus den Folgezuständen erkennbar werden, so in unserm Beispiel Verschiebungen von Blastemteilen der Gliedmaßenknospe. Eine Embryonalanalyse wird anderseits nur dann möglich sein, wenn die genannten Merkmale in der Komposition rein zum Ausdruck kommen, wenn also Sorge getragen ist, daß durch die Operation das typische Geschehen möglichst nicht alteriert

wird. Als Störungen muß die Auslösung von Regulationen und atypischen Vorgängen überhaupt vermieden werden, da durch sie das für die Absicht zunächst allein wichtige, die Feststellung des typischen Entwicklungsgeschehens, verhindert wird. Um nach diesen beiden Seiten hin die BORNsche Methode auszunutzen, nämlich eine hinreichende Möglichkeit zu erzielen, welche Kompositionen von entfernter stehenden Gruppen und dabei genügender Lebensdauer erzeugen und anderseits störende Auslösung von im typischen Entwicklungsgeschehen schlummernden (nicht aktivierten) prospektiven Potenzen vermeiden ließ, bedurfte es einer Abänderung dieser Methode.

BORN selbst fand bei seinen Versuchen, daß Stücke von *Bombinator igneus* und *Rana esculenta*, den systematisch am entferntesten voneinander stehenden Tieren unter denjenigen, deren Eier er zu seinen Kompositionen benutzte, sich zwar zu einem neuen Tier verbinden lassen, daß aber solche Kompositionen bald kränkeln und nicht länger als höchstens zwei Wochen leben. Er führte dies auf gegenseitige toxische Einwirkungen der Säfte beider Komponenten zurück, da Stücke ein und derselben Species solche Erscheinungen nicht zeigen. Wäre dies richtig, so wäre für entfernter stehende Arten, welche im Sinne meiner Darlegungen besonders wichtig für die beabsichtigten Versuche sind, eine Komposition und damit die experimentelle Entscheidung für sehr viele Fragestellungen auf diesem Wege unmöglich. Es ist dies aber glücklicherweise nicht so. Einmal fand ich, daß Kompositionen nach der BORNschen Methode erheblich länger am Leben zu erhalten sind, wenn die operativen Maßnahmen im Detail vervollkommnet werden. Ob allerdings dabei wirklich gute Resultate zu erzielen sind, kann ich nicht sagen, da mir an meinem jetzigen Wohnort die Beschaffung guten Laiches von *Rana esculenta* große Schwierigkeiten bereitet und deshalb viele Mißerfolge auf mangelhaftes Ausgangsmaterial bezogen werden können. Dagegen zeigte sich, daß alle Schwierigkeiten[1] bis auf ein Minimum

[1] Um mich zu überzeugen, ob eine schädliche Säftewirkung der Komponenten aufeinander stattfinden könne, untersuchte ich, ob nach Art der Präcipitinreaktionen das Serum der Larven von *Bombinator* und *Rana* Antiserum im Kaninchen hervorruft, erhielt aber nur negative Ergebnisse. Die Versuchsreihen stellte ich unter freundlicher Anleitung von Herrn Privatdozenten Dr. JAKOBY im hiesigen pharmakologischen Institut (Direktor Prof. GOTTLIEB) an und danke für die mir gewährte sachkundige Förderung herzlichst. Es geht aus dem negativen Resultat hervor, daß embryonale Gewebe von Amphibien sich in ihren toxischen Wirkungen anders verhalten als fertige (nach GEORGE

reduziert werden können, wenn man Transplantationen kleiner Stücke vornimmt. Es ist im allgemeinen am zweckmäßigsten, denjenigen Komplex anscheinend indifferenter Zellen, welchen man auf die in ihm steckenden Materialien (und allgemein für entwicklungsphysiologische Probleme auf die ihm innewohnenden Entwicklungsfaktoren) untersuchen will, das Prüfungsblastem, möglichst circumscript herauszuheben und auf einen gleichaltrigen Embryo zu transplantieren. Geradeso wie bei Pflanzen inokulierte keimfähige Gewebsstücke auf andern Wirtspflanzen gedeihen und in ihrer spezifischen Eigenart zur Entwicklung kommen, so auch derartige transplantierte Prüfungsblasteme. Die BORNsche Methode kann man dem »Kopulieren« der Gärtner vergleichen, meine Verwachsungen dem »Okulieren«. Es ist auf letzterem Wege möglich, die Anlage eines Tieres in einzelne Bezirke zu zerlegen und jeden für sich auf einem andern Tier wie ein Samenkorn auf einem geeigneten Nährboden aufzuziehen und zu verfolgen, was aus ihm wird. Störende Regulationen können dabei in vielen Fällen durch eine geeignete Einheilung vermieden werden, so daß auch die Resultate reine sind, d. h. die typische prospektive Bedeutung des betreffenden Prüfungsblastems erkannt werden kann.

Ohne die andern experimentell-embryologischen Eingriffe (Defektversuche) zu verschmähen, habe ich mich bemüht, in erster Linie Transplantationen wegen ihrer außerordentlich weitgreifenden Möglichkeiten und wegen des Vermögens wirkliche, nicht nur mögliche Entwicklungsfolgen und -ursachen aufzuhellen, dort anzuwenden, wo immer nur die technische Möglichkeit besteht. Es liegen anderseits auch bereits in den Versuchen von W. H. LEWIS (1903) und A. BANCHI (1904[1]) wertvolle Beiträge vor, welche bald auf die meinigen folgten und auf demselben Wege bei Amphibien gewonnen wurden.

Dieser technische Exkurs erschien mir nicht unwichtig, weil die

---

H. F. NUTALL), und daß darauf das Ausbleiben von Störungen bei den Transplantationen beruht. (Vgl. die entgegengesetzten Resultate von RÖSSLE, Münch. mediz. Wochenschr. 1904. S. 1276 bei Hühner- und Schweineembryonen.)

[1] W. H. LEWIS, Experimental Studies on the development of the eye in Amphibia. Amer. Journ. Anat. Vol. III. Proc. Ass. Amer. Anat. Dec. 1903 und Amer. Journ. Anat. Bd. 3. 1904. — A. BANCHI, Sviluppo degli arti addominali del Bufo vulgaris innestati in sede annomala. Monitore zool. ital. 1904; auch Lo Sperimentale. Anno 58. pag. 1097 und Arch. Anat. Embriol. Firenze. Vol. IV. 1905. Vgl. dazu H. BRAUS: A. BANCHI (Florenz) und seine Gliedmaßentransplantationen bei Anurenlarven. Anatom. Anzeiger. 1906.

Gewinnung eines großen hier bereitliegenden Schatzes deskriptiver Kenntnisse Vorbedingung ist für Fortschritte auf morphologischem Gebiet. Die historische Methode arbeitet mit großen Gruppen von Einzelerfahrungen und kann vielfach ihre Typen erst mit Sicherheit ableiten, wenn die Breite der tatsächlichen Erscheinungsreihen bekannt ist. Wie kann aber die Feststellung der wirklich ersten Anlage eines Materials in der Ontogenie, d. h. die Ortsbestimmung frühesten Differentwerdens bestimmter Embryonalbezirke für morphologische Probleme benutzt werden?

Das »biogenetische Grundgesetz« Häckels schließt bekanntlich außer der Wiederholung stammesgeschichtlichen Geschehens (Palingenese) auch Störungen dieses Geschehens durch neue, vom Altererbten abweichende Anpassungserscheinungen (Ceno- oder besser Cänogenesen) in sich ein. Der Begriff der Cänogenese unterliegt nun zahlreichen Controversen. Inwiefern hier die Ortsbestimmung mit den geschilderten Mitteln klärend wirken kann, mögen einige Beispiele zeigen. Eines, die Entwicklung der Seitenorgane, wurde oben schon erwähnt. Die erste Anlage, welche scheinbar in metameren Placoden des Rumpfes (bei Selachierembryonen, Dohrn) zu bestehen schien und dadurch demjenigen, welcher vergleichend-anatomische Erfahrungen mit in Betracht zog, als Cänogenese erscheinen konnte, ist durch das Experiment als Kopfbildung nachgewiesen und damit die Übereinstimmung von Ontogenie und vergleichender Anatomie an diesem Punkt aufgedeckt. Daß Skeletteile, welche vergleichend-anatomisch einheitlich gefunden werden, ontogenetisch häufig parzelliert im mikroskopischen Bilde sichtbar werden (Cranium, Cartilago lateralis des Kehlkopfs) oder umgekehrt, daß verschiedene einzelne Skeletgebilde niederer Tiere, da wo in der Ontogenie höherer Formen ihre Abkömmlinge zu erwarten sind, nicht als Stücke, sondern als eine einheitliche Gesamtanlage erscheinen (Accessoria des Hand- und Fußskelets und andrer Teile des Gliedmaßenskelets), so ist zu erwarten, daß durch genaue Kenntnis des wirklichen ersten Auftretens der Anlagen auch hier zahlreiche Controversen zwischen vergleichend-anatomischen und embryologisch-mikroskopischen Forschern und manche »Kompetenzkonflikte« von selbst hinfällig werden können. Besonders deutlich ist dies, wenn man etwa die Fragen nach dem Bildungsmaterial des Nierensystems bei Wirbeltierembryonen in Betracht zieht. Ob das Ecto- oder Mesoderm oder beide Keimblätter am Aufbau der ersten Anlage des Vornierenganges beteiligt sind und wie der Mutterboden der Harnkanälchen

der verschiedenen Nierengenerationen sich verhält (vgl. FELIX im Hdb. d. vergl. u. exp. Entw.-Lehre von HERTWIG), ist fundamental wichtig für phylogenetische Fragen[1]. In solchen Fällen liegt der Schwerpunkt darin, nicht nur zu wissen, ob überhaupt Abweichungen von dem durch Vergleichung erschlossenen Bildungstypus vorliegen, sondern auch zu erkennen, auf welchem Wege und in welcher Form ein bestimmtes Material von seinem wirklich ersten Differenzierungsort bis zu dem Punkt verschoben wird, an welchem es mikroskopisch sichtbar wird. Es können bloß scheinbare Cänogenesen vorliegen, welche durch die heutigen Grenzen der mikroskopischen Beobachtung vorgetäuscht werden, oder wirkliche, aber inkomplete Cänogenesen, bei welchen der Ort des ontogenetischen Differentwerdens noch derselbe wie in der Stammesgeschichte ist, manche formale Merkmale aber erst zur Zeit der optischen Erstentwicklung hinzukommen und unter Umständen gerade das mikroskopische Sichtbarwerden erst ermöglichen (z. B. die plastische Formierung durch bestimmte Anordnung der Zellen, Bildung von Zellenderivaten, wie Knorpelgrundsubstanz usw.).

Man kann also durchaus mit der von den meisten Embryologen vertretenen Ansicht einverstanden sein, daß die »Grundlage des phylogenetischen Forschens« (DOHRN) auf dem Vergleich der ersten Anlagen in der Entwicklung beruht und dass »für die Vergleichung zweier oder mehrerer embryonaler Organe nicht so sehr ihre weitere Ausbildung als ihre erste Entstehung maßgebend ist« (C. RABL); jedenfalls liegt hier ein ungemein wichtiges heuristisches Prinzip für die Morphologie zutage. Es ist aber nicht gelöst, wenn man, wie es so vielfach geschieht, das optisch zuerst Sichtbare ohne jede Reserve für die wirkliche erste Anlage erklärt und damit dem Irrtum unter Umständen Tür und Tor öffnet. Wir werden also als unsre erste Aufgabe die Revision dessen betrachten, was als »erste Anlage« unter dem Mikroskop sichtbar wird, und dabei zu erkennen versuchen, was Cänogenese ist und wie sie zustande kommt.

Eine ähnliche Aufgabe erwächst uns bei Untersuchung der auf die erste Anlage folgenden Entwicklungsstufen in der Ontogenese. Auch hier handelt es sich für uns um formales Geschehen. Material

---

[1] Es gelang mir im letzten Sommer, eine *Bombinator*-Larve zu erzielen, bei welcher jedes Vornierenkanälchen separat mit dem Ectoderm verbunden ist und für sich auf die Körperoberfläche mündet, anstatt mit den übrigen zusammen einen Vornierengang zu formieren.

und Gestalt ist nicht dasselbe. Es wurde oben schon erwähnt, daß erst die bestimmte Anordnung der Zellen eines bereits determinierten Materials oder die Produktion von Zellderivaten aus einem nicht typisch geformten Zellenkomplex allmählich eine typisch gestaltete Anlage hervorbringen kann. Es kommt hinzu, daß oft Verbindungen anfänglich getrennter Materialien in bestimmter Weise erfolgen müssen, um eine Anlage ihrer Gestalt nach möglich zu machen. In allen folgenden Wandlungen der Form während der Ontogenese kehrt dann dasselbe wieder, daß außer Materialvermehrungsprozessen noch besondere Gestaltungsprozesse an einem Material oder durch Verbindung mehrerer Materialien zur Bildung des definitiven Resultates nötig sind. Das Wesentliche für unsere Zwecke ist jedoch darin zu suchen, daß dabei die gestaltenden Faktoren als solche außer Betracht bleiben können, daß es immer nur auf das materielle Substrat ankommt, soweit diese Faktoren lokal mit ihm verbunden sind.

Ich wähle ein schematisches Beispiel. Denken wir uns eine Skeletanlage, bei welcher das Material bereits die Gestalt einer kernförmigen Verdichtung angenommen hat. Von diesem Centrum breitet sich die Anlage nach verschiedenen Richtungen hin aus, produziert an bestimmten Stellen Knorpel und unterliegt später wieder an bestimmten Punkten der Ossifikation, tritt von Anfang an oder erst später in örtliche Beziehungen zu Nachbarorganen, Muskeln, Gefäßen, Nerven und erreicht, diesen ausweichend oder mit ihnen verbunden, schließlich die definitive Form des zu bildenden Skeletteils. Dabei ist es für die Morphologie von größter Bedeutung zu wissen, wo nun eigentlich dieses Wachstum lokalisiert ist, ob dasselbe an dem ursprünglichen Punkt, im ganzen Blastem, an dessen Rändern oder durch Apposition neu von außen hinzukommenden Materials erfolgt. Oder festzustellen, wie eigentlich das Essentielle der Formbildung verläuft: es können höchstwahrscheinlich accidentelle Zutaten die wesentlichen Formveränderungen verdecken, wie etwa in einem Fluß das eigentliche Strombett oder die Fahrrinne, welche das fließende Wasser verfolgt, durch Ausbreitung mehr stagnierenden Wassers in seichten Buchten oder durch Teilung des Flusses in verschiedene, nur zum Teil passierbare Arme für den Unkundigen unkenntlich ist. Die Lokalisation dieser eigentlich treibenden Prozesse am Material zu bestimmen, ob ein neu sich bildender Fortsatz des Skeletteils in sich determiniert oder von andern Stellen und von welchen ausgelöst wird, ist hier zu ermitteln. Ja es gilt nachzuweisen, ob überhaupt ein Blastem sich selbständig und unabhängig

von der Umgebung formiert oder ob die benachbarten Materialien in dem Sinne an der Gestaltung unseres primären Centrums beteiligt sind, daß die sich bildende Form ihrer Form folgt und also aus sich nur das Material liefert, welches in die von der Umgebung geschaffene Hohlform wie in eine Matrize hineinläuft, dabei seine eigene Form oder erst in Kombination mit Nachbarteilen mögliche Gestaltungen annimmt. Die Physiologie hat die gestaltenden Faktoren, je nach der örtlichen Ermittelung des Sitzes der Wachstums- und Formbildungsprozesse, aufzusuchen. Der Morphologie genügt die lokale Bestimmung, numerische und räumliche Umgrenzung als solche. Es sei hier nicht weiter auf die vorliegenden speziellen Möglichkeiten eingegangen, da der erste Beitrag sich mit derartigen Bildungsprozessen am konkreten Fall beschäftigen wird.

Es erscheint möglich, daß, so wie die Ontogenie aller Metazoen immer wieder bei einem einfachen Ausgangspunkt, der Zelle, anhebt und wie die Tendenz besteht, gewisse Gebilde wie die Chromosomen ständig als die Träger der Vererbung zu benutzen, so auch die wesentlichen Stufen in der weiteren Ausbildung unverändert sind, und daß dieser atavistische Bestandteil der Ontogenese als besondere Entwicklungstendenz in der typischen Ontogenese erkannt werden kann. Es wäre viel gewonnen, wenn dies für die typische normale Entwicklung gilt; bei Störungen mögen die im Organismus schlummernden Potenzen auch auf anderm Weg dasselbe Resultat erreichen können. Da aber gewisse Eingriffe gerade das im typischen Gang der Entwicklung Eintretende, die prospektive Bedeutung bestimmter Stücke des Embryo zu analysieren gestatten, so könnte die experimentelle Methode den Wert der Embryologie für morphologische Probleme beträchtlich vertiefen. Die Paläontologie lehrt uns historische Dokumente kennen, welche an sich feste Marksteine eines Werdeprozesses sind, aber gemäß ihrer Zahl, ihrem Erhaltungszustand und der oft zweifelhaften Deutung ihrer systematischen Stellung zu den recenten Formen manchmal schwer entziffert werden können. Die vergleichende Anatomie sondert aus den mannigfaltigen heute bestehenden Formen das Gemeinsame. Sie hat gegenüber der vergleichenden Embryologie das voraus, daß die Formen als wirklich funktionierende vorliegen und darin den historischen Vorläufern analog sind, während nicht weiter analysierte ontogenetische Formen des eigentlichen, nicht funktionierenden Entwicklungsgeschehens ihre Erklärung in dem zu bildenden Endzustand finden, also in etwas Teleologischem, welches anders ist als das Angepaßtsein des Fertigen

an seine Funktionen. Die vergleichende Embryologie ist insofern abhängig von der vergleichenden Anatomie und Paläontologie, weil die von ihr aus dem mannigfachen Entwicklungsgeschehen herausgeschälten einheitlichen Typen erst darauf hin untersucht werden müssen, ob sie einst selbständig gelebt, d. h. ohne Rücksicht auf ein zukünftig zu erzielendes Endresultat funktioniert haben können. Nur wenn dieser atavistische Zustand irgendwo als Fossil oder Bestandteil einer recenten Form erhalten ist, kommt die Vergleichung zu einem klaren Resultat. Anders die experimentelle Embryologie, wenn es ihr gelingt, das, was die Ontogenese vor den andern Disciplinen Specifisches hat, nämlich die Folge von Entwicklungsvorgängen von einem bestimmten Anfang an, so zu analysieren, daß Anfang und Fortschreiten in ihre essentiellen und accidentellen historischen Bestandteile zerlegt werden und damit die Grundfrage beantwortet wird, wie die Cänogenese entsteht und wie sie sich äußert. Es liegt jedoch in der Natur des historisch-morphologischen Forschens, daß auch dann die Regeln, welche aus den Tatsachen abgeleitet werden, nicht nach Art von physikalischen Gesetzen sich ergeben, und deshalb nicht auf eine dieser Betrachtungsweisen allein gestützt werden können, sondern alle umfassen müssen.

Wenn in dem Vorhergehenden das Formale des Entwicklungsgeschehens als das eigentliche Gebiet, von welchem die morphologische Analyse auszugehen hat, in den Vordergrund gestellt wurde, so muß doch ausdrücklich hervorgehoben werden, daß jeden Forscher die andere Seite der Ontogenie, die Frage nach den gestaltenden Faktoren interessieren muß. Es hat sich immer gerächt, wenn die vergleichende Anatomie das rein Morphologische allein und nicht die wirkenden Kräfte berücksichtigte, wie denn auch die physiologische Betrachtung ohne die morphologische nicht existieren kann. Ebenso haben Morphologie und Entwicklungsphysiologie einander zu ergänzen. Man mag bei solchen Untersuchungen, welche im speziellen beide Betrachtungsarten verbinden, von einer physiologischen Morphologie oder morphologischen Physiologie sprechen; es ist damit nichts anderes gesagt, als daß sich in der letzten Betrachtung der organischen Außenwelt, in der biologischen, beide vereinigen[1].

Es sei hier nur kurz darauf hingewiesen, daß bei Kenntnis der

[1] Vgl. hierzu T. Garbowsky: Morphogenetische Studien als Beitrag zur Methodologie zoologischer Forschung. Jena 1903.

Wirkungsweisen der Teile des sich entwickelnden Organismus aufeinander und der auslösenden Reize für die kritische Sichtung vieler, bei den morphologisch arbeitenden Forschern weit verbreiteten Anschauungen über die Ursachen der Formbildung manches geschehen kann. So ist es z. B. vielfach üblich und steht selbst in verbreiteten Lehrbüchern geschrieben, daß die Frage nach einem bestimmten Angepaßtsein (Ökologismus), etwa der Brustbeingröße des Menschen an die Verunstaltung des Körpers durch schnürende Einwirkungen, vermeintlich entschieden wird, indem man in der Embryologie nachforscht, ob die betreffende Gestalt sich vor dem Einsetzen der in Frage stehenden Wirkung oder erst nach ihm bildet, ob also in dem Beispiel das Brustbein von Anfang an kurz ist oder erst später kurz wird. Die Entwicklungsphysiologie hat durch Einführung des Begriffes der »Selbstdifferenzierung« und »abhängigen Differenzierung« (Roux) als Vorstufe für das Stadium der hier waltenden embryologischen Faktoren gezeigt, daß dieselben ganz wesentlich anders tätig sind, als oben vorausgesetzt wird. Der experimentierende Embryolog, welcher wesentlich morphologische Probleme verfolgt und dabei immer auf physiologische Fragen stößt und sie ebenfalls behandeln muß, wird aber der gegebene Vermittler sein, um solche entwicklungsphysiologische Erkenntnisse weiter zu geben.

Die Entwicklungsphysiologie hat ferner nach ihrer teratologischen Seite eine besondere Bedeutung, weil von ihr nicht nur die in der Entwicklung typisch zur Wirkung kommenden Faktoren (prospektive Bedeutung, Driesch), sondern auch die atypisch wirksamen, überhaupt möglichen Faktoren (prospektive Potenz, Driesch) studiert werden. Aus Analogiegründen kann es wichtig sein zu wissen, ob eine Veränderung, welche in der Phylogenie als möglich oder unmöglich erschlossen wurde, heute in der Ontogenie veranlaßt werden kann oder nicht. Nach dieser Richtung hin ist immer die Teratologie von der Morphologie berücksichtigt worden. So haben z. B. die hyperdaktylen Mißbildungen für die Extremitätenforschung ihre Rolle gespielt. Roux hat in seiner Innsbrucker Programmrede (1889, ges. Abhdl. Bd. 2, S. 51) verschiedene Beispiele angeführt, wie das Experiment hier förderlich wirken und dasjenige künstlich erzeugen oder als unmöglich nachweisen könne, was die Morphologen an Urteilen über phylogenetische Entwicklungsursachen sich zu eigen gemacht haben. Eines dieser Beispiele betrifft die Frage, ob das Rückenmark ventral von der Chorda gelegen haben könne und an dieser vorbei dorsal in die Lage des vertebraten Rückenmarkes ver-

schoben worden sei, ein Problem, welches Gegenbaur in seiner Einleitung zum Morphologischen Jahrbuch (1876) behandelte und dahin beantwortete, daß eine solche Verschiebung aus morphologischen Gründen (gleichzeitige Existenz der Anfänge eines Dorsalmarkes bei Tieren mit ausgebildetem Bauchmark) unmöglich sei. Es ist gewiß zuzugeben, daß experimentelle Ergebnisse hier von Bedeutung sein können, aber doch nur von beschränkter. Denn nehmen wir an, es gelänge, die Chorda eines Wirbeltierembryo zu einer Verschiebung zu veranlassen, welche sie schließlich über das Rückenmark verlagert, so wäre doch hiermit nur eine ganz äußerliche Analogie zu hypothetischen Urformen der Wirbeltiere erzielt. Gegenbaurs Behauptung würde dadurch nicht tangiert, da trotz dieser Möglichkeit von Auslösung gewisser Entwicklungspotenzen des embryonalen Organismus der tatsächliche historische Vorgang ein ganz andrer gewesen sein muß, wie aus der Struktur der Tiere mit Bauchmark hervorgeht. Es zeigt sich an diesem Beispiel so recht, wie sich die historische Aufgabe der Morphologie von den Fragen, welche die Entwicklungsmechanik beantwortet, unterscheidet: dort der Gang der Ereignisse in der Vergangenheit, hier die Macht der Wirkungen in der Gegenwart, dort die Linie, welche aus der Vorzeit in die Gegenwart hineinleitet, hier der Punkt, welcher das Gesetz der Verwandlungsmöglichkeiten offenbart.

Er wäre jedoch durchaus falsch, etwa diese Seite der Entwicklungsphysiologie für morphologische Fragen beiseite schieben zu wollen. Bei richtiger Bewertung am richtigen Ort können wir aus den Entwicklungspotenzen der Embryonen wichtiges entnehmen (vgl. auch S. 30 Anm.). Insbesondere sehe ich auch in der Möglichkeit, zufällig in der Natur vorkommende Mißbildungen, welche sich vererben, auf ihre Entwicklung hin zu untersuchen und somit die Embryonalanalyse nicht nur bei künstlich veränderte Anlagen anzuwenden, sondern sie auch auf natürlich entstehende Mißbildungen auszudehnen, ein besonders wichtiges Hilfsmittel, das Atypische morphologisch zu analysieren und für die normale Morphologie zu verwerten. Teratologische Bildungen und deren Ontogenie werden also immer als Ergänzung der experimentell erzielten Resultate für den Morphologen von Wichtigkeit sein.

Eine Ausschau wie die hier gegebene, zumal wenn sie an die Spitze von speziellen Aufsätzen gestellt ist, wird leicht insofern mißverstanden werden können, als ob mit der aufgezeigten Möglichkeit eines Fortschrittes nun auch sofort die Realisierung desselben

in nahe Aussicht gestellt werden sollte. Ich bin mir der großen Schwierigkeiten im einzelnen wohl bewußt, hoffe jedoch, daß der Weg trotz vieler jetzt schon gegebener oder sich noch ergebender Hindernisse als gangbar befunden werden und andre Embryologen zu mutigem Beschreiten vermögen wird.

Die engen Beziehungen dieses Zweiges der experimentellen Embryologie zu dem Programm von »GEGENBAURS Morphologischem Jahrbuch« veranlaßten mich, in Übereinstimmung mit Redaktion und Verlag jenes Archivs, demselben meine »Experimentellen Beiträge zur Morphologie« einzuverleiben und dadurch die Zugehörigkeit zum Lebenswerk des Begründers der modernen Morphologie zu dokumentieren. Um anderseits das Gemeinsame der »Experimentellen Beiträge« hervorzuheben und sie besser solchen zugänglich zu machen, welchen die experimentelle Embryologie in ihrem ganzen Umfang und die Beziehungen zur Entwicklungsphysiologie näher liegen, sollen dieselben als eine Folge lose erscheinender Hefte separat herausgegeben werden, von welcher hier das erste vorliegt. Es ist vorgesehen, daß mehrere Hefte zu einem Bande vereinigt werden können. Sollten sich dieselben im allgemeinen zu einer Sammelstelle für solche experimentell-embryologische Arbeiten auswachsen, welchen das historisch-morphologische Problem Hauptaufgabe ist, und welchen dabei die Beziehungen des tatsächlich Ermittelten zu der andern Seite der biologischen Aufgabe, der Entwicklungsphysiologie, nie aus dem Gesichtskreis verschwindet, so können sich weitere Bände angliedern und den hier angestrebten Fortschritt als einen dauernden erweisen.

(Sonderabdruck aus Morpholog. Jahrbuch. Bd. XXXV. Heft 1/2. 1906.)

Ist die Bildung des Skeletes von den Muskelanlagen abhängig?

Eine experimentelle Untersuchung an der Brustflosse von Haiembryonen.

Von

Hermann Braus.

Mit Tafel IV—VI und 18 Figuren im Text.

1. Enge Wechselwirkungen zwischen Muskulatur und Skelet im allgemeinen.

Im funktionierenden Zustand ist die Masse und Gebrauchstüchtigkeit der Muskeln von der größten Wirkung auf die Gestalt und das Oberflächendetail der zugeordneten Skeletteile. Ein herkulischer Muskelbau ist verknüpft mit entsprechender Entfaltung des Skelets. Vom Relief unsrer Körperoberfläche, dessen Detail wesentlich auf den Formverhältnissen der nächst gelegenen Muskeln beruht, prägte GOETHE das bekannte Wort: »Es ist nichts in der Haut, was nicht im Knochen ist.« So ließen sich aus fossilen Knochenresten ausgestorbener Tierformen oft im allgemeinen zuverlässige Rekonstruktionen der Körperform und Gestalt dieser Wesen herstellen, indem von den Knochen die Muskelbildung abgelesen wurde und diese das Relief und die Maße für die Körperoberfläche lieferte. Selbst menschliche Gesichtszüge (Rekonstruktion nach dem Schädel von SEB. BACH) hat W. HIS auf diesem Weg wiederzugeben versucht und andre (KOLLMANN, MERKEL) sind ihm darin gefolgt.

Daß dabei der Muskulatur häufig die primäre Rolle zukommt und dem Skelet die sekundäre, daß also letzteres den gestaltenden Wirkungen der ersteren folgt, läßt sich aus zahlreichen Einzelbeobachtungen über die feinere Skulptur der Knochen erschließen. Vorsprünge und Kanten, Dornen und Gruben, an welchen Muskeln

entspringen oder inserieren, entsprechen in Größe und Form genau den funktionellen Bedingungen der zugehörigen Muskulatur. Sie werden infolgedessen auch generell als Muskelapophysen bezeichnet. Experimentell ist von L. Fick, Gudden, Lesshaft u. v. a., neuerdings auch durch die auf Anregung von W. Roux angestellten Untersuchungen an »Känguruhhunden« (künstlich oder durch Mißbildung ihrer Vorderbeine beraubten Hunden, E. Fuld, 1901) gezeigt worden, daß in der Tat Veränderungen des Muskels bei jungen Tieren entsprechende Umformungen des Skelets hervorzurufen vermögen. Auch ist allgemein bekannt, daß die feinere Skulpturierung der Knochen in dem Maß verschwindet, als durch Nichtgebrauch oder Lähmung zugeordnete Muskeln und Muskelgruppen außer Tätigkeit treten.

Da es hier nur auf eine flüchtige Skizzierung allgemein bekannter Dinge ankommt, so soll nicht weiter darauf eingegangen werden, daß manchmal auch die Rollen vertauscht sind, daß das Skelet unter veränderten Bedingungen neue Verhältnisse der Muskulatur und andrer Organe und Organkomplexe hervorzurufen imstande ist. Durch die Lage und Form der Knochen werden Sehnen in die Gelenkhöhlen einbezogen (M. biceps der Säuger, M. supracoracoideus der Vögel) oder Muskelbäuche selbst an neue Lokalitäten verlagert (an die Beckeninnenwand angeheftete Muskeln, z. B. M. obturatorius internus der Säuger u. a.). Gebrochene Glieder mit schief geheilten Knochen bringen veränderte Lagerungen der Muskeln und neue Wirkungen derselben hervor, welche unter Umständen einen Gebrauch des Gliedes, allerdings in andrer als der normalen Weise, im Gefolge haben und dann weiterhin Form und Gestalt des Gliedes selbst mit bestimmen helfen. Aber schließlich wirken auch in solchen Fällen, wie röntgographische Untersuchungen der Knochen gezeigt haben, die Muskeln wieder auf das Skelet zurück und führen durch sich anschließende Veränderungen der inneren Architektur des Knochens (Verteilung von Compacta und Spongiosa) allmählich zu einer Konsolidierung der pathologischen Form und Funktionszustände.

Skelet und Muskulatur stehen also im allgemeinen beim fertigen Organismus in inniger Wechselbeziehung. Die Muskeln können Skeletteile umformen und das Skelet modelt die Muskulatur. Dabei ist der erstere Prozeß von diesen beiden weitaus der hervorstechendste, wenn auch gewiß in vielen Fällen Skeletteile und Muskeln beträchtliche Diskrepanzen aufweisen und in ihrer gegenseitigen

Beziehung noch keineswegs überall genau bekannt sind (M. Fürbringer 1888, II, S. 849—860).

Wie sind solche innige Wechselwirkungen entstanden? Diese Frage läßt sich nach zwei verschiedenen Richtungen untersuchen.

Die erste beschäftigt sich damit, welche Gesetze die Beeinflussung der Knochen durch die Muskeln oder diejenige der Muskeln durch die Knochen regeln. Es stehen sich die Meinungen darüber schroff gegenüber, je nachdem die zweckmäßigen Wechselbeziehungen in der Natur (Ökologismen) als direkt vermittelt oder als indirekt, durch auslösende Reize verursacht gedacht werden. Dieses Problem wollen wir in dieser Arbeit ganz beiseite lassen. Wir beschäftigen uns mit einer andern Art der Betrachtung jener Frage, indem wir dieselbe historisch fassen und fragen: Sind beide Systeme von Anfang an in der phylogenetischen Entwicklung der Organismen aufeinander angewiesen, oder sind ihre Beziehungen erst allmählich geworden und werden sie successive zu immer innigeren umgeformt?

Wir wollen die individuelle Entwicklungsgeschichte (Ontogenie) in diesem Sinne befragen und erst nach Erzielung einer bestimmten Antwort uns klar zu werden versuchen, welchen Schluß dieselbe für die Phylogenie gestattet.

Aber es könnte überflüssig erscheinen, heute noch entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über dieses Problem anzustellen. Denn scheinbar genügen die bekannten Tatsachen der Embryologie zur Lösung desselben. Es wird nämlich von vielen Embryologen aus der Erfahrung, daß die Muskelanlagen zuerst in der Entwicklung eines Tieres entstehen und daß erst zeitlich später zwischen ihnen die Skeletanlagen in bestimmter Weise auftauchen, als etwas ganz Selbstverständliches der Schluß gezogen, daß damit ein causales Verhältnis gegeben und daß also die Skeletogenese durch die Myogenese bedingt sei. So hat z. B. C. Rabl (1898) in einem speziellen Fall geäußert: »Die Muskeln bauen sich das Skelet auf, und dieses könne daher nur aus den Beziehungen zu jenen verstanden werden«; er hat dabei die Skelet- und Muskelentwicklung in den paarigen Flossen der Selachier im Auge. An andrer Stelle (1901, S. 537, 538) wiederholt derselbe Autor diese These und zwar mit ausführlicherer Darstellung desselben Prozesses: »Die Tatsachen lehren, daß zuerst — und zwar lange vor der Bildung des Skeletes — aus den Myotomen die Muskelknospen in die Flossenanlagen hineinwachsen, daß sie sich dann in Streck- und Beugeknospen teilen und daß erst, nachdem diese Teilung erfolgt ist, das Skelet in die Er-

scheinung tritt. Die Art und Weise, wie dieses entsteht, rechtfertigt den Satz, daß die Muskulatur sich das Skelet aufbaue« (folgt Verweis auf die oben zitierte Auslassung). »Einer solchen Argumentation tritt freilich GEGENBAUR mit der Bemerkung entgegen, die Muskelanlagen seien noch keine Muskeln, sie seien nur die ‚Anlagen' von solchen. Dies ist allerdings richtig und ist auch nie bestritten worden. Aber wenn wir in der Entwicklungsgeschichte den ‚Anlagen' der Organe keine Bedeutung beimessen sollen, dann müssen wir auch ein für allemal darauf verzichten, aus der Entwicklungsgeschichte irgendeine Belehrung über den Ursprung der Organe zu schöpfen.«

Auch A. DOHRN sieht darin, daß die Muskelanlagen das Skelet »hervorrufen«, etwas so selbstverständlich Sicheres, daß ganze Reihen phylogenetischer Erörterungen bei ihm an diesen Kristallisationspunkt sich ansetzen. Speziell bei den Extremitäten der Selachier wird schon 1884 von DOHRN daraus, daß die Muskelanlagen der Flossen von den Myotomen abstammen, geschlossen, daß infolgedessen das Skelet dieser Flossen keinerlei Verwandtschaft haben könne mit solchen Skeletteilen, welche zwischen visceralen Kopfmuskelanlagen entstehen, wie etwa die Kiemenbogen. Und als sich dann herausstellte, daß an den Visceralbogen ebenfalls Abkömmlinge der Rumpfmyotome in beträchtlicher Zahl und verschiedenster Verteilung vorkommen (hypo- und epibranchiale Muskulatur), argumentiert DOHRN (1902, S. 636) folgendermaßen: »Wir haben nun zunächst festzustellen, daß — soweit ontogenetische Prozesse als beweisend anerkannt werden — die Kiemen- und Kieferknorpel anfänglich ohne Myotommuskulatur bestanden haben müssen, da die Ausdehnung der Occipitalsomite als hypobranchiale Muskulatur erst ziemlich spät bis an die vorderen Visceralbogen und nur an ihre ventralsten Partien gelangt«, und weiter unten, indem hervorgehoben wird, daß alles für die hypobranchialen Muskeln Gesagte auch für die epibranchialen gelte: »Aus dieser Insertion myotomer Muskeln ... wird man indes nicht zu schließen brauchen ... die Visceralknorpel seien überhaupt durch die Myotommuskeln hervorgerufen — sei es nun direkt durch Insertion, sei es indirekt durch Spannungswiderstände gegen Kontraktion —, vielmehr werden wir zufolge der ontogenetischen Indicien annehmen, daß Visceralknorpel, durch die viscerale Muskulatur hervorgerufen, nachträglich auch der hypobranchialen Muskulatur dienten, d. h. mit andern Worten, mit Muskeln in Zusammenhang traten, die ihnen von Haus aus durchaus fremd waren und sie

weder direkt noch indirekt hervorgerufen hatten.« Allenthalben ist also hier und an andern Stellen die stillschweigende Voraussetzung die, daß der zeitliche und lokale Befund bei den frühesten Anlagen entscheidend sei für die causale Beziehung der in Frage stehenden Prozesse zueinander.

Es genügen hier diese Beispiele über die Auffassung der Autoren. Denn einmal fanden sie so allgemeinen Beifall, daß hauptsächlich diese Argumentation die Gegenbaursche Ableitung des Extremitätenskelets von Visceralbogen in Mißkredit brachte, weil sie mit den Tatsachen der Entwicklungsgeschichte unverträglich sei. Es kann daraus geschlossen werden, von wie universeller Bedeutung das Fazit entwicklungsgeschichtlicher Beobachtungen erschien, welches hier gezogen wurde. Andrerseits aber begnüge ich mich mit diesem Spezialfall, weil ich dasselbe Objekt, die Selachierflosse, zu meinen Untersuchungen benutzt habe.

Es erschien mir nämlich die Frage aus einer ähnlichen Überlegung einer genaueren Prüfung wert, welche Gegenbaur zu seinem von Rabl bekämpften Einwand veranlaßte; der Einwand besteht darin, daß die Anlagen der Muskeln, welche zeitlich vor den Skeletanlagen auftauchen und zwischen welchen sich letztere bilden, möglicherweise in einem andern Verhältnis zum Skelet stehen als dasjenige ist, in welchem sich die Muskulatur, sobald sie fertig aus ihnen entwickelt ist, nach den oben im allgemeinen geschilderten Abhängigkeitszuständen zum Skelet befinden kann. Jene Muskelanlagen enthalten noch keine Muskelfasern und sind zu keinerlei Funktion imstande. Wenn wir also auch aus Lage und Beziehung tätiger Muskelindividuen zu Knochen oder andern Skeletelementen Schlüsse auf die Wirkungen derselben und die von ihnen direkt oder indirekt hervorgerufenen Veränderungen an letzteren zu ziehen vermögen, so ist damit noch nicht sichergestellt, daß sich dies bei nicht funktionierenden Teilen früher Entwicklungsstadien, also bei den ersten »Anlagen«, gerade so verhalte. Es ist das ein Spezialfall der bei Gegenbaur immer wiederkehrenden Grundvorstellung, welcher er oft Ausdruck gegeben hat z. B. in den Worten: »Das Organ findet sich nur, wenn es wirklich fungiert, in dem Zustande, in welchem seine Beschaffenheit aus der Leistung erklärbar wird« (1898, S. 18). Und in der Tat ist ja von der hier besonders kompetenten entwicklungsmechanischen Richtung eine scharfe Scheidung zwischen einer nicht funktionellen und einer funktionellen Periode im Leben der Gewebe bzw. der aus ihnen gebildeten Organe eingeführt worden (Periode

der Selbstdifferenzierung und Periode der funktionell abhängigen Differenzierung nach Roux, 1895, I, S. 348, 804, II. S. 232, 281). In jeder dieser Perioden sind nach dem Urteil von Roux ganz eigenartige, voneinander verschiedene Entwicklungsbedingungen gegeben und das, was für die eine Periode ermittelt ist, hat keine Geltung für die andre, »eine Verschiedenheit des Verhaltens, die jetzt mehrfach den Forschern entgegengetreten ist und Anlaß zu Differenzen der Meinungen gegeben hat« (Roux, 1904, S. 65). Auch hat Roux in programmatischer Weise vielfach darauf hingewiesen, daß es keineswegs nachgewiesen sei, inwieweit entwicklungsgeschichtlich beobachtete »funktionelle Strukturen« des Skelets nun auch wirklich Effekte der funktionellen Anpassung sind (z. B. 1895, II, S. 231).

Es lag für mich nahe hier anzuknüpfen und bei einem geradezu klassischen Objekt zu prüfen, wie es sich mit Skelet- und Muskelanlagen beim ersten Auftreten in ihrer gegenseitigen Beziehung verhalte, ob Selbstdifferenzierung oder abhängige Differenzierung bestehe; denn ich hatte bei Transplantationsversuchen an Unken zahlreiche Fälle aus eigner Erfahrung kennen gelernt, in welchen ein hochgradiges Vermögen der Selbstdifferenzierung der aus ihrer typischen Umgebung gelösten Teile zu erkennen ist. Sie waren es auch, an welche Roux die oben zitierte Bemerkung anknüpfte. Darunter befanden sich bereits Beobachtungen, welche erwiesen, daß das Gliedmaßenskelet in der Entwicklung der Batrachier keineswegs in Abhängigkeit von metameren Strukturen des Organismus entsteht, wie dies generell vielfach angenommen wird, und ich stellte gegenüber dem Einwand Keibels (1904, S. 66), daß diese Beobachtungen für die Entscheidung der beregten Frage nicht ausreichend seien, damals bereits in Aussicht, daß wohl Untersuchungen an den Selachierextremitäten selbst ausführbar seien und daß in der Tat deren Resultat abgewartet werden müsse, um eine völlige Klarstellung zu erzielen. Es war mir im vorigen Winter Gelegenheit gegeben, selbst diese Untersuchungen anzustellen, und ich verdanke es den vollkommenen Einrichtungen der zoologischen Station zu Neapel, in welcher dieselben ausgeführt wurden, daß sie nicht — trotz der zahlreichen zu überwindenden Schwierigkeiten — resultatlos verliefen. Es sei mir auch an dieser Stelle gestattet, dem großherzoglich-badischen Ministerium zu danken für die Gewährung des Arbeitsplatzes und eines Stipendiums für die Zeit meines Aufenthaltes an der Station, und Herrn Geheimrat Dohrn und seinen Mitarbeitern für die Versorgung mit Material, Instrumenten und tech-

nischen Ratschlägen, welche besondere Mühewaltung und besonderes Eingehen auf meine vielen, durch manche Tücke des Objekts bedingten Wünsche erforderte.

2. Ausgangspunkt und Idee der Versuchsanordnung.

Die anfänglich in der Entwicklung gänzlich muskel- und skeletfreien Flossenanlagen der Haie erhalten ihre Muskeln in der Weise, daß von den Myotomen im Rumpfe des Fisches aus Muskelknospen zunächst in die Basis der Flosse eintreten und daß diese dann von der Basis aus nach dem freien lateralen Rand des Flossenlappens zu auswachsen. Die Wachstumsrichtung der Muskulatur ist also medio-lateralwärts gerichtet. Auch etwas später noch ist an der Lage der Muskeln die Richtung ihres Wachstums ausgeprägt und, da dieselben ganz oberflächlich unter der Epidermis liegen, durch letztere hindurch wahrnehmbar (Taf. IV Fig. 2). Die Hauptmasse der Muskelstreifen wächst dabei in ziemlich gleichem Tempo lateralwärts vor. Nur wenige und für uns hier gleichgültige Anlagen am caudalen Flossenende treten erst später auf.

Die Skeletstäbe, welche sich zwischen je einer dorsalen und ventralen Muskelanlage bilden und dem Basipterygium wie die Zinken eines Kammes aufsitzen, bieten demgegenüber Besonderheiten in der Art, wie ein jeder einzelner sichtbar wird, und in der Succession, welche die Nachbarn untereinander einhalten. Es sei hier an die Schilderung erinnert, welche BALFOUR (1881 A, S. 665) von diesen Verhältnissen bei *Scyllium* gab; denn das mir zur Verfügung stehende Material setzte sich aus Embryonen von *Scyllium canicula* und dem nahe verwandten *Pristiurus melanostomus* zusammen. Andre Selachierspecies zeigen etwas abweichende Verhältnisse und haben, da sie von späteren Untersuchern bevorzugt wurden, die Darstellung BALFOURS zu sehr in Vergessenheit gebracht. BALFOUR unterscheidet außer dem kontinuierlichen Stab (bar), welcher längs der Basis der Flosse in dieser liegt, noch eine Platte, die von diesem Stab lateralwärts in die Flosse vorragt. Aus dieser Platte bilden sich die Skeletstäbe in Form von Verdichtungen, während die Zwischenräume zwischen den Stäben sich aufhellen und bei der Verknorpelung ausgespart bleiben. »In the parts of the plate which eventually form distinct rays, however, almost from the first the cells are more concentrated than in those parts which will form the tissue between the rays . . . in all cases the separation into distinct rays is to

a large extend completed before the tissue of which the plates are formed is sufficiently differentiated to be called cartilage by an histologist[1].« BALFOUR selbst legte allerdings diesem Befund für phylogenetische Betrachtungen, wie er ausdrücklich hervorhebt, keine Bedeutung bei und das begünstigte wohl das Zurücktreten desselben vor dem bei andern Selachiern beobachteten freien Auswachsen der Radien vom Basipterygium aus (A. DOHRN, MOLLIER, E. RUGE).

Für meine Zwecke schien mir die Beobachtung BALFOURS besonderen Wert zu besitzen, und ich sah deshalb zu, ob sie zutreffend ist. Wie die Rekonstruktionen auf Taf. V und VI sowohl bei *Scyllium* wie auch *Pristiurus* zeigen, ist in der Tat die Radienbildung nichts anderes als ein Verdichtungsprozeß innerhalb einer kontinuierlichen Gewebsplatte. Man sieht dies am besten an den jüngsten (cranial- und caudalwärts neu entstehenden) Radien, deren Grenzen noch wenig ausgeprägt sind und anfänglich in Furchen bestehen, die namentlich dort beginnen, wo die Radien dem Basipterygium ansitzen (Taf. V Fig. 4). Die lateralen Enden der Radien grenzen sich erst später ab; ja es können die dem Basipterygium verbundenen Anfänge der Radien bereits aus so konzentriertem Gewebe bestehen, daß sie völlig frei in aufgehellter Umgebung liegen und distinkte Vorknorpelstäbe vorstellen, während die lateralen Enden derselben Stäbe noch im kontinuierlichen Zusammenhang mit den in Differenzierung begriffenen Nachbarn gefunden werden (Skeletradius 4—8, Fig. 4). Diese Bilder entsprechen demjenigen, welches BALFOUR in seiner Fig. 6 Taf. LVIII abgebildet hat.

Die Skeletstäbe bilden sich also nicht wie die Muskelanlagen als freie, in bestimmter Richtung in die Flossenlappen einwachsende Bestandteile, sondern man hat mehr den Eindruck, daß sie in loco durch successive Differenzierung aus bereits vorhandenem Material entstehen. Diese Überlegung, falls sie das Richtige trifft, mußte sich experimentell verwerten lassen. Denn durch Isolierung eines Teils des Flossenlappens gegen die Basis hin mittels eines zweckmäßig gelegten Schnittes (Textfig. 1 ×) wäre das Einwachsen von Muskelknospen

---

[1] An andern Stellen drückt sich BALFOUR minder klar aus. So nennt er z. B. auf S. 667 die Verbindung der Radienenden »a nearly continuous rim of cartilage«. Ich habe mich an eignen Präparaten überzeugt, daß in jenem Stadium bei *Scyllium* nur vorknorpelige Verbindungen bestehen. Übrigens hat v. RAUTENFELD (1882) der BALFOURschen Beobachtung besondere Bedeutung beigemessen und phylogenetische Folgerungen daran geknüpft, ohne daß sie aber Beachtung bei späteren Autoren gefunden hätten.

für den betreffenden Bezirk sicher unmöglich gemacht, weil sie die künstlich gegebene Schranke nicht überspringen können; dagegen braucht damit nicht notwendigerweise eine Entstehung von Skeletstäben an derselben Stelle gehindert zu sein, weil der Schnitt bereits vorhandenes Material wohl gegen die basale Nachbarschaft isolieren, aber es doch nicht aus der lateralen Partie entfernen kann. Es war also hier ein Weg gefunden, die Entwicklungspotenz des skeletogenen Gewebes nach Ausschluß der Muskelanlagen zu studieren. Und in der Tat erwies sich dieser Weg auch technisch als gangbar.

Fig. 1.

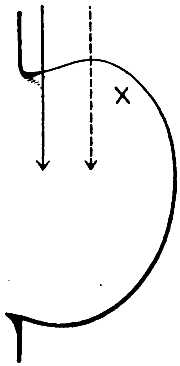
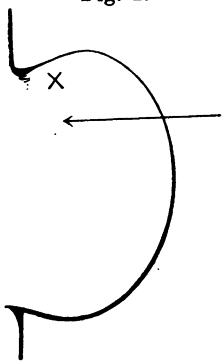


Fig. 2.



Die senkrecht zur ersten Richtung orientierte Schnittführung (Textfig. 2) ließ natürlich erwarten, daß die Muskelanlagen ihren gewöhnlichen Entwicklungsgang nahmen, falls jede selbständig für sich in den Flossenlappen hinein vorzudringen vermag. Auch für die Skeletbildung sollte man keine sonderlichen Beschränkungen bei dieser Versuchsanordnung voraussetzen. Es zeigte sich, daß zwar diese Vermutung für die Muskelbildung zutrifft, daß jedoch die Bildung der Skeletstäbe unter Umständen durch einen derartigen Schnitt ganz wesentlich alteriert wird. Es sistiert nämlich in gewissen Fällen die Radienbildung an dem Punkt, wo eingeschnitten wurde und zwar blieb in dem cranialwärts vom Schnitt liegenden Bezirk (mit × in Textfig. 2 bezeichnet) die Anlage von Vorknorpelradien aus. Da die Skeletstäbe nicht wie die Hauptmasse der Muskelanlagen gleichzeitig entstehen, sondern, wie E. Ruge (1902) bei *Spinax* gezeigt hat, so gebildet werden, daß die erst entstehenden etwa über der Mitte der Flossenbasis auftauchen und dann weiterhin neue caudal- und cranialwärts von diesen erscheinen, so ist, wie es scheint, jeder neuentstehende Radius von den bereits gebildeten in der Weise abhängig, daß ein Schnitt, wie in Textfig. 2, welcher die letzteren isoliert, für den Nachbarbezirk eine Bildung von Radien inhibieren muß. Es wird dies im Verlauf dieser Abhandlung noch im Detail besprochen werden. Der richtig situierte Radiärschnitt setzt also dem Impuls zur Radienbildung, welcher von

bereits vorhandenen Radien ausgeht, eine unübersteigbare Grenze. Damit war nun der Weg gefunden, eine Partie des skeletogenen Gewebes so zu isolieren, daß sie in dem primitiven Zustand verblieb, welcher anfänglich (bevor Radien gebildet sind) dem ganzen skeletogenen Material zukommt, und sie darauf unter die andauernde Wirkung einwachsender Muskelanlagen zu setzen, um zu studieren, ob letztere das indifferente Skeletgewebe zu beeinflussen vermögen und für dasselbe formgebend wirken.

Die Aufgabe dieser Studie ist es, an Flossenbezirken, welche experimentell muskelfrei gemacht, und umgekehrt an solchen, welche dem Einfluß anderer Bildungsfaktoren, dagegen nicht dem Einfluß der Muskelanlagen entzogen waren, die Skeletbildung zu verfolgen und festzustellen, ob unter so veränderten Bedingungen eine Entstehung von Skeletstäben an korrespondierenden Stellen (× in Textfig. 1 und 2) möglich sei oder nicht.

3. Material und Methodik der Operationen.

Zu experimentellen Eingriffen eignen sich unter den Selachiereiern nur diejenigen, welche in frühen Entwicklungsstadien vom Weibchen abgelegt werden und nun selbständig, in einer Schutzkapsel eingeschlossen, im Meerwasser weiterleben. Im Mittelmeer sind Scylliideneier relativ leicht zu erlangen (LoBianco, 1899), und zwar *Pristiurus*-Eier deshalb besonders häufig, weil bei diesem gemeinen Hai (*Pristiurus melanostomus* Bonap.) die paarweise zur Entwicklung kommenden Eier relativ spät abgelegt werden. Die Weibchen sind also ziemlich lang nach der Befruchtung mit den eingekapselten Eiern trächtig. Da es leicht ist, das Weibchen mit Angeln an Tiefleinen zu fangen, bereits abgelegter Eier mit der Dredge oder sonstwie habhaft zu werden bei dieser Species aber nur zufällig gelingt, so ist der gegebene Modus der, die befruchteten Eier dem trächtigen Weibchen zu entnehmen und sie dann im Aquarium bis zu dem gewünschten Operationsstadium aufzuziehen. Dabei liefert häufig ein Fisch nicht nur zwei Eier, die zuerst befruchteten, sondern noch ein andres und in seltenen Fällen sogar noch ein drittes und viertes Paar, weil neue Eier befruchtet und umkapselt werden, solange die älteren noch im Eileiter verweilen.

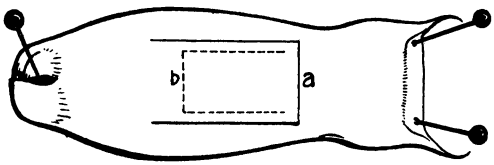
Bei *Scyllium* ist diese Methode auch möglich. Die Eier der gemeineren Species (*Scyllium canicula* L.) werden jedoch in Neapel häufig als Anhängsel der Angelleinen oder sonstiger mit Fisch-

geräten erbeuteter Objekte von den Fischern heraufbefördert. Es kommt dies daher, weil die Eier mit spiraligen Fortsätzen versehen sind, mit welchen das Weibchen sie an Steine oder Äste von Gorgoniden, Antipatiden, Schwämmen und dgl. anhängt, so daß sie frei flottieren; die *Pristiurus*-Eier liegen auf dem Boden und sind weder mit der Nachbarschaft verbunden, so daß sie mit dieser gefischt werden könnten wie *Scyllium*-Eier, noch können sie sich mit Fischgeräten verwickeln und dann beim Einziehen von ihrem Standort abgerissen werden wie diese. Im allgemeinen ist in Neapel *Pristiurus*-Material häufiger und deshalb für experimentelle Eingriffe geeigneter.

Die Schwierigkeit der experimentellen Technik besteht in erster Linie darin, das Fenster in der Kapsel, welches hergestellt werden muß, um an den Embryo heranzukommen, so anzulegen, daß nach vollzogener Operation ein möglichst vollständiger Verschluß des Loches erzielt werden kann. Von denjenigen Autoren, welche bisher an Selachiereiern Eingriffe vorgenommen haben, konnten, wie es scheint, KASTSCHENKO (1888) und RÜCKERT (1891) dieser Schwierigkeit nur in unvollkommenem Maß Herr werden; wenigstens existieren in der Literatur über ihre Versuche nur kurze, unvollständige Mitteilungen. Falls aber der Verschluß versagt, tritt sehr bald Absterben des Embryo ein, auch wenn die Folgen der Operation ertragen wurden. KOPSCH (1898) hat diesen Mißstand zuerst durch »ein geeignetes Verfahren« überwunden und konnte seine operierten Embryonen zehn Tage lang am Leben halten, ohne daß irgend eine Schädigung sich bemerkbar machte. Dieses Verfahren ist jedoch bis jetzt Geheimnis des Erfinders geblieben. EISMOND (1903) hat in einer russisch geschriebenen Abhandlung seine Methode beschrieben und Fensterverschlüsse bei *Scyllium*-Eiern abgebildet. Dem Referat von R. WEINBERG (1904) in SCHWALBES Jahresberichten über die Arbeit EISMONDS, welches mir erst nach meiner Rückkehr aus Neapel bekannt wurde, entnehme ich, daß EISMOND »schnell trocknende Lacke und Gummileim« zur Schließung der Schnittränder benutzte, »auch geronnenes Eiweiß . . . in Kombination mit Wachs-, Paraffin- oder Siegellackverbänden. Wenn die operierten Eier sich auch nicht immer entwickeln, so gehen sie bei diesem Verfahren nicht in Fäulnis über«. Ich hatte mit Lack-, Gelatine-, Gipsverbänden und andern Mitteln keine besonderen Resultate. Anfangs funktionierten manche dieser Verschlüsse hinreichend. Nach einigen Tagen widerstanden sie aber nicht mehr der Einwirkung

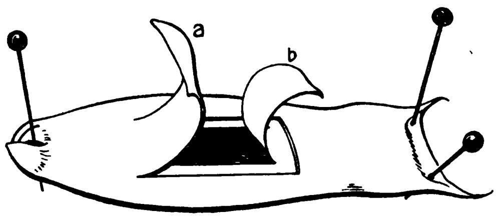
des Seewassers und versagten. Als Voraussetzung eines guten Verschlusses, bei deren Innehaltung auch schon weniger zweckdienliche Verbandmittel eine Zeitlang genügen, erwies sich eine besondere Art der Eröffnung der Schale. Letztere besteht aus Schichten, welche bei der Bildung von den betreffenden Teilen der Eileiterdrüse successive aufeinander abgeschieden worden sind und dann allmählich verhärten und ihre anfänglich durchsichtige, glashelle Farbe

Fig. 3.



bei *Pristiurus* in ein durchscheinendes Gelb, bei *Scyllium* in grauweiß verwandeln. Die äußersten Lagen sind also am stärksten gefärbt und am härtesten, die innersten am durchsichtigsten und weichsten. His (1897, S. 3 Anm.) benutzte schon dieses Verhalten, um durch vorsichtiges Abkratzen der äußeren Schichten die inneren durchsichtigen freizulegen und dann wie durch ein Glasfenster den Embryo während der Entwicklung beobachten zu können. Es gelingt nun leicht, ein größeres Stück der äußeren harten Lage von

Fig. 4.



dem inneren weichen und durchsichtigen Teil im Zusammenhang abzuheben, wenn man die betreffende Partie so umschneidet, daß die Messerspitze nur die oberen Schichten durchtrennt und die unteren intakt läßt (Textfig. 3, Schnitt *a*). Man kann dabei das Ei mit Nadeln in einer Wachsschale fixieren, welche so eingestochen werden, daß man nur die Ränder, an welchen die Schalenhälften zusammengefalzt sind, durchbohrt und also das Innere des Eies nicht berührt. Läßt man die losgelöste Partie an einer Seite im Zusammen-

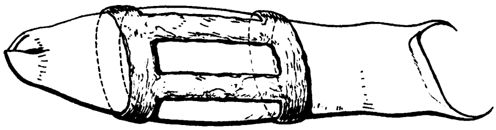
hang mit der intakten Schale, so kann man sie wie eine Klappe emporheben und wieder zurückschnellen lassen, weil die verhärtete Kapselsubstanz eine erhebliche Elastizität besitzt. Es wird nun die große Klappe *a* emporgehoben, in dieser Stellung festgehalten und dann in die innerste durchsichtige Lage der Kapselwand eine Klappe geschnitten, welche viel kleiner ist als die Klappe *a* und sich in entgegengesetzter Richtung öffnet (*b* in Textfig. 3 und 4).

Hebt man auch diese in die Höhe und fixiert sie in dieser Stellung, so ist der Embryo für Instrumente zugänglich. Man kann ihn, sobald der Nabelstrang lang genug dazu ist, mit stumpfen Nadeln leicht aus seinem Gefängnis befreien. Er führt dann lebhafte Bewegungen in dem freien Meerwasser des Gefäßes aus, in welchem die Manipulationen vorgenommen wurden. Durch den Nabelstrang ist er dabei mit dem Dotter innerhalb der Kapsel in Verbindung. Auf diese Weise kann man Selachierembryonen längere Zeit direkt lebend beobachten, sie dann wieder in ihr Verließ zurückdrängen, die kleinere und darauf die größere Klappe zurückschnellen lassen, ohne daß die weitere Entwicklung in der Folgezeit darunter leidet. Jüngere Stadien mit kurzem oder noch nicht ausgebildetem Nabelstrang verbleiben natürlich innerhalb der Kapsel. Aus Vorsicht drehte ich stets die Schale, nachdem die Klappen geschlossen waren, langsam so, daß die mit Klappen versehene Seite nach unten zu liegen kam. Es dreht sich dann der Dotter von selbst in entgegengesetzter Richtung, da der Embryo immer zu oberst liegt. Er kommt also auf diese Weise unter die unversehrte Fläche der Kapsel zu liegen, und etwaige Schädlichkeiten, welche von der operierten Kapselseite her eindringen, treffen zuerst den untersten Pol des Dotters. Es ließen sich ohne jeden weiteren Verschluß so behandelte Eier längere Zeit am Leben erhalten, namentlich dann, wenn die innere Klappe möglichst klein war, *Pristiurus*-Embryonen z. B. drei Wochen lang (Journal B^{04}, *a*). Da ich längere Zeiträume zur Beobachtung der Operationsfolgen doch nicht zur Verfügung hatte, begnügte ich mich mit diesem Resultat.

Es müssen natürlich solche Eier sehr vorsichtig behandelt werden, da ein geringer Stoß genügt, die durchsichtige, eiweißhaltige Gallerte, in welcher der Dotter liegt, zwischen den Klappenrändern herauszutreiben und beim Zurückfedern der Kapselwand in die Ruhelage Seewasser anzusaugen. Zufälle wie diese führen dann meistens eine Infektion und Vernichtung des Eies herbei. Nachträgliche Verbände sichern einigermaßen davor, wenigstens vor den Folgen

geringer äußerer Insulte. Am zweckmäßigsten fand ich einen Paraffinverschluß, auf welchen mich gesprächsweise die Herren Dr. SCHÖBEL und Dr. GAST aufmerksam machten. Mit einem Pinsel läßt sich flüssiges Paraffin in feinen Streifen leicht auf die mit Fließpapier abgetrocknete Schale des Eies so auftragen, daß die Klappenränder

Fig. 5.



fest aneinander gepreßt sind. Textfig. 5 zeigt, wie ich die Paraffinstreifen legte und wie sie miteinander zu einer einheitlichen Bandage verbunden wurden. Dieser Verband hält sehr fest und wird im Seewasser kaum gelockert. Tritt dies doch ein, so ist die Mühe eine geringe, ihn zu erneuern.

Ich behandelte mit derartigen Klappenverschlüssen und Verbänden Eier in den verschiedensten Stadien und erzielte dann, im Gegensatz zu allen andern Maßnahmen, stets gute Resultate. Hier bespreche ich nur diejenigen Eingriffe, welche zwecks Vornahme von Operationen an Flossen, also bei älteren Embryonen, vorgenommen wurden. Über Operationen an jüngeren Stadien, bei denen die Entwicklung des Lateralis studiert wurde, werde ich in einem späteren Aufsatz berichten.

Vor der Operation muß eine Narkose eingeleitet werden, da die Embryonen zu lebhaft sind, als daß man sich genaue Rechenschaft über ihre Größe, das jeweilige Stadium der Entwicklung geben oder die Instrumente mit erforderlicher Präzision an der richtigen Stelle einwirken lassen könnte. Diese Bewegungen sind auch bei intakten Eiern vorhanden, aber am geringsten, je kälter das Seewasser ist. Sie werden besonders heftig, wenn Manipulationen an den Eiern vorgenommen werden, vielleicht (abgesehen von den unvermeidlichen Druckeinwirkungen auf die Kapsel und das Ei in ihr) infolge der erhöhten Temperatur, welche die künstliche Beleuchtung, die Temperatur des Zimmers und die Nähe des menschlichen Körpers verursacht. Abkühlung mit Eis versuchte ich nicht, denn die Narkose gelang leicht und ohne Schaden für die Embryonen. Man kann mit einer PRAVATZschen Spritze Chloroformwasser in die Nähe des Embryo bringen und diesen so betäuben. Sicherer

und einfacher wirkt Cocain, welches mir in der zoologischen Station in einer 2%igen Lösung in Seewasser zur Verfügung gestellt wurde. Von dieser Lösung träufelte ich allmählich in die Schale, welche das geöffnete Ei enthielt, so lange — unter vorsichtigem Umschütteln — Tropfen ein, bis der Embryo ruhig wurde. Auf 40—50 ccm Meerwasser, welche die Operationsschale faßte, wurden etwa 30 Tropfen der 2%igen Cocainlösung benötigt. Sowie der Embryo erwachen soll, braucht man das Ei nur in frisches Seewasser zu übertragen, alsbald beginnen dann wieder die Bewegungen.

Schnitte in die Flossen, wie sie für die im vorigen Abschnitte skizzierten Versuche erforderlich waren, lassen sich mit feinen Messerchen oder Scheren anbringen und werden gut vertragen. Auch Blutungen, welche dabei manchmal recht reichlich sind, schaden nichts. Der Embryo liegt manchmal nach der Operation stundenlang bewegungslos da. Ich glaubte anfangs oft, er sei verloren. Am nächsten Morgen bewegte er sich wieder und lebte eine Woche und länger, bis ich ihn abtötete.

Gelegentlich kommt es vor, daß krümelige Gebilde auftreten, welche dem Embryo anhängen und meist zwischen den äußeren Kiemenfäden sitzen. Sie können tagelang vorhanden sein, ohne daß der Embryo erkrankt. Ob sie auf die Dauer ein Zeichen beginnenden Siechtums sind, kann ich nicht sagen, da es nur bei operierten Tieren vorkam und diese der Untersuchung wegen früher abgetötet wurden. Makroskopisch sehen die Krümelchen wie Dotterpartikelchen aus; doch zeigten sie sich mikroskopisch im Zupfpräparat aus ganz andersartigen Elementen als Dotterplättchen zusammengesetzt, nämlich aus kleinen runden, kernhaltigen Zellen und dazwischen schwimmenden Infusorien. Näheres ermittelte ich über die Gebilde nicht.

Ich benutzte zum Anbringen der Schnitte anfänglich die Elektrolyse, weil dabei die erforderlichen Instrumente, welche ich Herrn Professor Kümmel in Heidelberg verdanke, leicht durch schmale Lücken in der inneren Schalenlage eingeschoben werden können und die innere Klappe *b* Textfig. 3 und 4 auf minimale Öffnungen reduziert werden kann. Als ich sah, daß die innere Klappe vertragen wurde, vertauschte ich die umständlichere elektrolytische Zerstörung ganz gegen die direkte mechanische Inzision mit Messer oder Schere. Doch war mir bei jüngeren Embryonen beim experimentellen Studium der Lateralisentwicklung die Elektrolyse von größtem Vorteil und unentbehrlich. Ich komme deshalb bei Besprechung jener

Versuche in einer späteren Mitteilung auf die elektrolytische Methode bei Selachierembryonen noch zurück.

Ein großes Hemmnis für experimentelle Untersuchungen an Scylliidenembryonen ist deren Empfindlichkeit gegen die Beschaffenheit des Seewassers. LO BIANCO (1899, S. 544) hat darauf hingewiesen, daß nur in der kühlen Jahreszeit in Zimmeraquarien normale Entwicklung erzielt werden kann, daß im Sommer dagegen spiralige Krümmungen auftreten, welche den Embryonen Ähnlichkeit mit Reptilienembryonen verleihen. Ich hatte mit derselben Schwierigkeit zu kämpfen, als ich im April und Mai 1902 meine Versuche auf Lipari begann. Im übrigen ist es leicht, die Eier auch unter sehr primitiven Verhältnissen aufzuziehen, wenn nur die Wassertemperatur nicht über 13—15° C. steigt. Ich hielt sie wochenlang in Sizilien in einem Eimer voll Seewasser, welches täglich einmal, manchmal aber auch nur nach mehrtägigen Pausen gewechselt wurde, und zog im vergangenen Winter auf diese Weise normale Embryonen auf. Am einfachsten erwies sich die Seewassereinrichtung von v. KOCH (1873), um ein durchlüftetes Aquarium herzustellen. Es genügen dazu einige Stücke dünnen Bleirohres, wie es zur Umhüllung von elektrischen Leitungen benutzt wird, ein Stückchen Gummischlauch, eine regulierbare Klemme außer den Gefäßen (Eimer, Tonschalen). Die Bedienung des Apparates erfordert keine Sachkenntnis und ist jedem Laien leicht beizubringen. Sie besteht täglich nur in einmaligem Zuschütten eines oder zweier Eimer Seewasser in das Reservoir. Operierte Embryonen (Journalserie D) blieben in diesem Apparat, auch während ich längere Zeit abwesend war, am Leben und zwar länger als gleichalterige und gleichoperierte in der Zoologischen Station zu Neapel. Ich vermute, daß die größere Reinheit des Wassers dabei eine Rolle spielt; denn das Meer hat bei Lipari unmittelbar an der Küste Tiefen von 600 bis 1000 Meter, so daß die Verunreinigung durch die spärliche Bevölkerung gegenüber diesen Wassermassen gar nicht in Betracht kommen kann.

In Seewasser von 12—13° C., in welchem die in dieser Arbeit beschriebenen Tiere in Neapel aufgezogen wurden, erfolgt die Entwicklung sehr langsam, wie aus der speziellen Beschreibung zu ersehen sein wird. Da eine Erhöhung der Temperatur schädlich ist, so ist viel Geduld und Zeit nötig, um das Resultat von Experimenten an Scylliidenembryonen abwarten zu können.

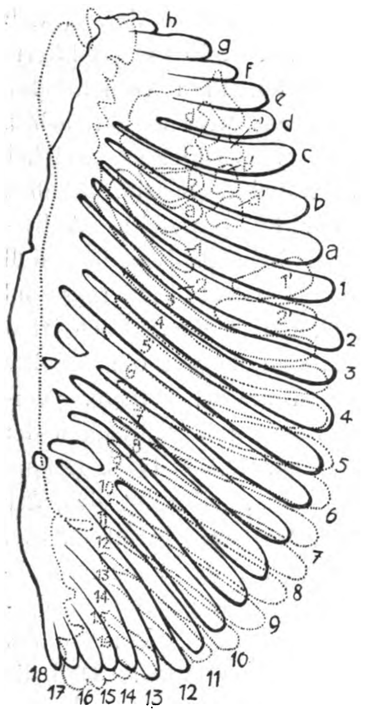
4. Spezielle Ergebnisse an incidierten Selachierflossen.

Eine Fehlerquelle für die geplanten Eingriffe, welche mir eine Zeitlang große Schwierigkeiten machte und die Verwertung der Experimente zu vereiteln schien, besteht darin, daß die Entwicklungsstufe der Flossen des Embryo im Augenblick der Operation nicht direkt zu ermitteln ist. Es mußte sich darum handeln sicher zu sein, daß nicht etwa in der Flosse, welche in der durch Textfigur 1 verdeutlichten Art incidiert wurde, bereits Skeletteile angelegt waren, welche bis in den mit × bezeichneten Bezirk hineinragten. Denn es kam ja darauf an zu erkennen, ob nach der Operation in dem betreffenden Bezirk noch Skeletbildung möglich ist oder nicht. Nun sind wir aber nicht imstande am lebenden Embryo wahrzunehmen, wie weit das Flossenskelet differenziert ist, und auch aus dem allgemeinen Habitus und der Größe des Tieres ist kein Anhaltspunkt zu gewinnen, der sicher genug wäre, um daraus auf den Stand der Skeletentwicklung zu schließen. Zu einer allgemeinen Orientierung sind allerdings die äußeren Kiemenfäden und zwar deren Länge und Zahl gut zu brauchen. Bei dem *Pristiurus*-Embryo (von 20 mm Länge im lebenden Zustand), welchen die stereoskopische Aufnahme Taf. IV Fig. 5 zeigt, ist noch keine Spur von Mesenchymverdichtung im Inneren der freien Flosse vorhanden, also noch kein Skelet zu erkennen. Die Kiemenfäden sind hier kleine Höckerchen, welche beim Spritzloch noch im Inneren der Spalte verborgen liegen und bei den ersten vier Kiemenspalten etwa um die Länge eines Millimeters frei hervorragen. Wenn die Kiemenfäden aus dem Spritzloch frei hervortreten und zwar wenn einer bis drei sichtbar geworden sind, ist die Skeletentwicklung so weit fortgeschritten, daß das Basipterygium vorhanden ist und die ersten Radien different werden (Länge des lebenden Embryo bis zu 30 mm). Je mehr Kiemenfäden im Spritzloch vorhanden sind und je länger dieselben werden, um so zahlreichere Skeletstäbe sind in der Brustflosse differenziert. Da aber ein Monat und mehr (bei Wassertemperaturen von 10—13° C.) nötig ist, um einen Embryo nach Art des auf Taf. IV Fig. 5 abgebildeten bis zu einer Stufe, welcher Fig. 4 entspricht, aufzuziehen, so ist es in den meisten Fällen nötig, an Embryonen zu operieren, welche älter sind als das Stadium der Fig. 5, um schneller das erwünschte Endstadium zu erzielen und zu vermeiden, daß der gesetzte Defekt ausgeglichen und dadurch die in ihm gesetzte Schranke wieder entfernt wird.

Es zeigte sich, daß sich nachträglich aus dem Verhalten der Muskeln mit Sicherheit ablesen läßt, in welchem Stadium operiert worden war. Denn die Muskelanlagen tauchen bekanntlich früher auf als die Skeletanlagen. Ich überzeugte mich nun, daß nach Incisionen, welche die Muskelanlagen durchschneiden, auch das distale Stück erhalten bleibt und sich weiter entwickelt. Es wurde dies festgestellt durch doppeltes Einschneiden einer Flosse derart, daß parallel zu dem Schnitt, welchen in Textfig. 1, S. 46 der punktierte Pfeil angibt, eine zweite, durch den glatten Pfeil verdeutlichte Incision gesetzt wurde. Fig. 1 Taf. V ist das Rekonstruktionsbild der Flosse samt der ventralen Muskulatur eines Objektes, welches 9 Tage nach der Operation fixiert wurde. Die beiden Incisionen haben die Muskulatur bei *A* und *B* parallel der Basis zerteilt. Außerdem ist die Incision *A* keine glatte, weil beim Einschneiden daß Instrument ein wenig ausglitt und bei *α* die ventrale Epidermis und ventrale Muskulatur an einer dritten Stelle zertrennte. Doch ist *α* eine Kerbe, welche die Flosse nicht ganz spaltete wie die Schnitte *A* und *B*; sie ging nicht tiefer als die ventrale Muskellage. Vergleicht man die Muskeln der operierten Flosse mit denjenigen der normalen desselben Tieres, welche in gleicher Weise durch Rekonstruktion in Fig. 2 Taf. V wiedergegeben sind, so ergibt sich, das zwischen *A* und *B* keine Reduktion von Muskeln eingetreten ist. Um die Vergleichung zu erleichtern, sind in Textfig. 6 die Muskelgrenzen beider Flossen in korrespondierender Lage aufeinandergepaust, und zwar die der normalen mit ausgezogenen, die der operierten mit punktierten Linien wiedergegeben worden. Daß die Richtung der Muskelstreifen nicht bei beiden Flossen dieselbe ist, rührt von der ein wenig verschiedenen Stellung der Flossen her, welche bei der Art der angewendeten Rekonstruktionsmethode (nach Kastschenko) maßgebend ist für die Situation des Objektes in der Zeichnung (die Stellung der Flossen erkennt man aus Fig. 2 Taf. IV). Man kann sich jedoch leicht überzeugen, daß sich die am weitesten caudal liegenden Stücke von Muskelstreifen in dem Zwischenraum zwischen *A* und *B* (*1*, *a*, *b* Textfig. 6) numerisch so verhalten wie die entsprechenden Teile der normalen Flosse. Auch in dem mehr cranialwärts liegenden Komplex sind die einzelnen Streifen (*c*, *d* Textfig. 6) noch erkennbar, wenn auch eine Verbackung derselben, vermutlich infolge des beschränkten Raumes, eingetreten ist. Selbst kleine abgetrennte Partikel, wie die zwischen *α* und *A* liegenden (*a′*, *b′*, *c′*), sind gut erhalten geblieben. Da die ventrale Muskulatur

sich cranialwärts nachträglich vermehrt, um den Musc. abductor (Braus, 1900, S. 177, 178 und Taf. XXIII Fig. 3 *B*) zu bilden, so war möglicherweise cranialwärts von dem Komplex *e*, *f* zur Zeit der Operation noch kein Muskelmaterial vorhanden. Jedenfalls ist das Fehlen von Muskelstreifen in der operierten Flosse am cranialen Rande nicht auffällig, da dieser in der Entwicklung der normalen Flosse gegenüber ziemlich stark im ganzen zurückgeblieben ist (Fig. 2 Taf. IV).

Fig. 6.



Ventrale Muskeln der normalen Flosse mit ausgezogenen, die der operierten Flosse mit punktierten Konturen. *Pristiurus.* Die Orientierung der Muskelstreifen zueinander (ausgezogene Linien nach Taf. V Fig. 2, punktierte nach Fig. 1) wurde so erzielt, daß die Skelete zunächst aufeinander gepaust wurden. Da die Lage der Muskeln zum Skelet aus den Originalrekonstruktionen genau bekannt ist, ergab sich dann von selbst die Lage der Muskelkonturen beider Flossen zueinander. Größenverhältnis wie bei den Tafelfiguren. (Kombinationsschema.)

Daß die abgetrennten distalen Enden der Muskelstreifen für sich weiter zu existieren und zu wachsen vermögen, erklärt sich leicht aus ihrem histologischen Bau. C. Rabl und Mollier haben gleichzeitig (1893, *Pristiurus*, *Torpedo*) darauf aufmerksam gemacht, daß das laterale Ende derselben »noch lange den embryonalen Charakter seiner Wandung in der epithelialen Anordnung seiner Elemente« (Mollier, S. 23) erkennen läßt, auch wenn im übrigen bereits die Zellen der Muskelanlagen in Muskelfasern umgewandelt sind. Da diese Teile (bei *Spinax*) der Sitz zahlreicher Zellteilungsfiguren sind, äußerte ich mich über dieselben: »Sie bilden eine Art embryonalen Bildungsorgans, von welchem die Zellvermehrung hauptsächlich ausgeht« (1899, S. 541) und zeigte, daß diese »kolbenförmigen Bildungsorgane« es sind, »von welchen jedes den betreffenden Musculus radialis, zu welchem es gehört, mit neuem, rein metamerem Material versorgt« (l. c., S. 543). Es ist also begreiflich, daß diese Teile, auch isoliert, sich besonders leicht behaupten können, jedenfalls so lange, wie die Tiere in meinen Experimenten am Leben gelassen wurden. Letzteres war durch die

zweite Incision festgestellt, da diese (*Sp*, Fig. 1 Taf. V) an demselben Embryo vorgenommen war, welcher zum Studium der Skeletogenese diente.

Auf Grund dieser Befunde ist es aber möglich, die oben beschriebene Fehlerquelle sicher zu beseitigen. Falls nämlich in dem mit × bezeichneten Bezirk der Textfig. 1 nach Fixierung des operierten Embryo keine Muskulatur gefunden wurde, so war sicher auch zur Zeit der Operation keine Anlage von solcher darin vorhanden, denn sonst hätte sie sich erhalten. Um so weniger aber konnten dann zur Zeit der Operation Skeletteile in dem betreffenden Bezirk vorhanden gewesen sein. Denn diese bilden sich stets später als die Muskelanlagen an der korrespondierenden Stelle. Kommen aber doch Skeletteile in dem in Rede stehenden Bezirk einige Zeit nach der Operation zum Vorschein, so ist der Beginn dieser Entwicklung sicher nach der Operation, nicht vor der Operation zu datieren.

Andre Kontrollversuche (Journal e_1, 05) ergaben, daß Schnitte, wie der in Textfig. 2 durch den Pfeil gekennzeichnete, die Skeletstäbe hüben und drüben vom Schnitt nicht in ihrer Entwicklung stören. Es werden also nicht etwa bereits gebildete Stäbe infolge Störungen seitens der Eingriffe zur nachträglichen Verschmelzung und Verklumpung gebracht. Daraus geht hervor, daß eine einheitliche Skeletplatte, welche nach zweckentsprechend lokalisierten Schnitten dieser Richtung an Stelle von Radien entsteht (*P*, Fig. 3*a* Taf. VI), primär zustande gekommen sein muß und nicht etwa sekundär durch Verschmelzung früher bereits gebildeter Stäbe.

Da die Kriterien für den Zustand des Embryo zur Zeit der Operation auf diese Weise nachträglich aus dem operierten Objekt selbst gewonnen werden und sich nicht aus dem Vergleich mit ähnlich oder gleich ausschauenden Embryonen derselben Art, welche aber selbst nicht Objekt von Eingriffen sind, herleiten, so ist die Methode besonders sicher; sie ist aber auch besonders mühevoll. Denn aus einer Anzahl von operierten Embryonen konnten schließlich nur wenige ausgewählt werden, bei welchen der experimentelle Eingriff im richtigen Augenblick vorgenommen worden war. Bei den andern war der richtige Moment verpaßt worden. Und dies ergab sich meistens erst, nachdem nicht nur, was selbstverständlich ist, eine sorgfältige Aufzucht und Fixierung vorgenommen und lückenlose Serien angefertigt worden waren, sondern nachdem auch durch Richtungslinien und (graphische) Rekonstruktion ein

klarer Einblick in das Endresultat des Versuches ermöglicht war. Ich bekam infolgedessen einen vollen Überblick über den Erfolg meiner Experimente erst lange, nachdem dieselben wegen meiner Abreise von Neapel abgeschlossen werden mußten. Es wurden im ganzen an zehn Flossen, bei denen die Embryonen sich genügend weit entwickelten, Incisionen gesetzt. Von diesen waren fünf parallel zur Basis und fünf senkrecht zu derselben incidiert worden. Von jeder Serie genügte einer vollkommen den gestellten Anforderungen. Diese beiden Befunde sind in jeder Weise so klar und die operierten Flossen so gesund und kräftig entwickelt trotz des vorgenommenen Eingriffes, daß sie zur Beantwortung der gestellten Fragen ausreichen. Ich hätte gern ein größeres Material zusammengebracht, aber die technischen und die der Operationsidee selbst anfänglich entgegenstehenden Schwierigkeiten konsumierten den größten Teil der zu dieser Untersuchung verfügbaren Zeit meines Aufenthaltes am Mittelmeer.

Die Embryonen wurden mit Zenkerscher Flüssigkeit fixiert und die Serien mit Hämatoxylin-Eosin gefärbt.

a. Resultat der parallel zur Flossenbasis (nach dem Schema der Textfig. 1) vorgenommenen Zerschneidung.

Das Objekt, auf welches ich mich hier stütze, ist ein *Pristiurus*-Embryo (Journal E_2, 05), welcher bei der Operation 29 mm lang[1] war. Der Dorsalsaum war noch voll erhalten, jedoch dicht hinter den beiden Verdichtungen in ihm, den Anlagen der Pinnae dorsales, eingekerbt. Aus dem rechten Spritzloch ragte ein Kiemenfaden heraus, aus dem linken zwei; ein dritter, dorsal von den beiden andern liegender, lugte ein wenig vor. Bei der Fixierung, am neunten Tag nach der Operation, bei welcher der Embryo sehr lebhafte und starke spontane Bewegungen des Körpers machte, betrug die Länge (ebenfalls am lebenden kokainisierten Tier gemessen) 30,5 mm. Die Einkerbungen hinter den Dorsalpinnae waren zu breiteren Einschnitten erweitert; doch waren noch Stücke des hinfälligen Teiles des Dorsalsaumes erhalten. Aus dem rechten Spritzloch ragten jetzt

[1] Die Maße sind nicht vergleichbar mit solchen von abgetöteten oder gar mit Alkohol gehärteten Embryonen. C. Rabl gibt z. B. an, daß bei *Pristiurus* der jüngste seiner Embryonen, welcher die Anlage der Radien erkennen ließ, 27 mm lang war (1897, S. 200). Offenbar war derselbe fixiert, als er gemessen wurde (vgl. l. c., S. 156) und deshalb ein wenig geschrumpft.

drei Kiemenfäden heraus und außerdem war ein vierter eben sichtbar, aus dem linken Spritzloch kamen deren vier hervor. Fig. 4 Taf. IV ist die Reproduktion einer stereoskopischen Aufnahme des fixierten Tieres. War somit eine deutliche Weiterentwicklung des Embryo zu konstatieren, so war anderseits der Haupteinschnitt *A* in die rechte Brustflosse äußerlich unverändert (Fig. 2 Taf. IV). Er war nicht geschlossen. Der basale Teil der operierten Flosse war kürzer geblieben als derjenige der normalen Flosse, offenbar weil der craniale Rand nicht in demselben Maß wie bei letzterer ausgewachsen war (vgl. Fig. 1 und 2 Taf. V). Der laterale Teil der operierten Flosse dagegen ist gerade so entwickelt wie bei der normalen (Fig. 2 Taf. IV; dies tritt in Fig. 1 Taf. V nicht so hervor, weil die Partie lateral von *Sp* in der Zeichnung perspektivisch verkürzt ist). Es erklärt sich das Verhalten des basalen Teils aus der Art der Operation.

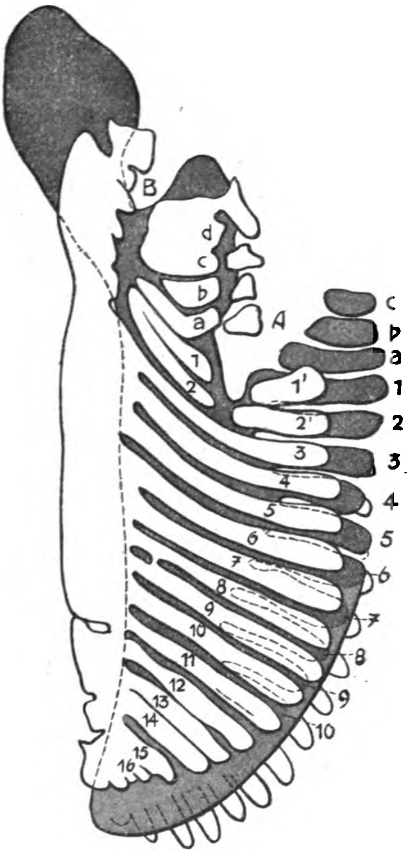
Der Eingriff bestand darin, daß mit einer feinen Schere zwei Einschnitte parallel zur Basis gemacht wurden. Ich bezeichne den lateralen *A* als Haupteinschnitt, weil er dazu diente, den wesentlicheren Teil der Aufgabe, die Skeletogenese, zu verfolgen. Die mediale Incision *B* nenne ich Nebeneinschnitt, weil durch ihn eine sekundäre Frage, die oben erläutert wurde, zu beantworten war. Um sicher zu sein, daß die Schere auch bis zur Spitze des Schnittes die Gewebsanlagen völlig getrennt hatte, fuhr ich mit einem feinen Messer jeden Schnitt nach. Dabei glitt, wie schon erwähnt, das Messer beim Einsetzen auf den Hauptschnitt *A* ein wenig ab und erzeugte die Kerbe α. Es ist nun die zwischen Haupt- und Nebenschnitt liegende Partie diejenige, welche cranialwärts nicht so wie die normale Flosse weitergewachsen ist. Es hängt dies wahrscheinlich mit Ernährungsverhältnissen zusammen, denn die Brücke, welche diesen Bezirk mit dem intakten Teil der operierten Flosse verbindet, ist erheblich schmaler als diejenige, welche den lateralen Bezirk mit der übrigen Flosse in Beziehung gelassen hat.

Bei der Operation entstand eine Blutung aus den ventralen Incisionsöffnungen, die aber bald von selbst zum Stehen kam. Aus dem Protokoll der folgenden Tage bis zum neunten, an welchem die Eröffnung der Schale und Fixierung des Embryo vorgenommen wurde, ist nichts Besonderes hervorzuheben als daß der Embryo vom Tag nach der Operation an bis zuletzt normale spontane Bewegungen zeigte und dadurch sich gesund erwies. Die Wassertemperatur in

dem Zuchtgefäß betrug in diesen Tagen mit geringen Schwankungen 12—13° C.

Die Untersuchung der Horizontalserie, welche mit Richtungslinien nach Born-Peter versehen und zu graphischen Rekonstruktionen nach Kastschenko benutzt wurde (Technik s. Braus, 1904 A, S. 402), zeigt, daß der Hauptschnitt *A* durch die ganze Dicke der Flosse hindurch erhalten ist. Allerdings ist im Innersten das Epithel der durch die Incision getrennten Lappen bereits zu einer einheitlichen Lage verschmolzen, welche sich als solider Sporn in den einzelnen Schnitten präsentiert und in die Rekonstruktion Fig. 1 Taf. V gemäß ihrer größten Ausdehnung einpunktiert wurde (*A*). Da die ventralen (s. Figur) und dorsalen Muskeln weiter caudalwärts durchtrennt sind als die Epithelplatte reicht, so kann diese nicht mehr der ganzen Ausdehnung des Einschnittes entsprechen. Es war dem Skelet Gelegenheit gegeben, sich an Stellen vorzuschieben, an welchen zur Zeit der Operation und kurz nachher die Gewebsanlagen durch die Incision zertrennt waren. Man sieht aus Textfig. 7, in welcher die Topographie der Muskeln zum Skelet dargestellt ist, also die in Fig. 1 und 3 Taf. V getrennt abgebildeten Komponenten der Flosse in richtiger Lage vereinigt sind, daß das Skelet im Bereich des durch die Operation zertrennten Muskelstreifens *2* (*2'*) einheitlich ist. In noch viel höherem Maß ist dies im Bereich der Nebenincision *B* der Fall. Hier ist die Muskulatur

Fig. 7.



Skelet (dunkel) und ventrale Muskulatur (hell) der operierten Brustflosse von *Pristiurus* (Taf. V Fig. 1 und 3) in ihrer natürlichen Lage. Originalrekonstruktion in demselben Größenverhältnis wie die Tafelfiguren.

zertrennt geblieben (Textfig. 7) und dadurch ein Hinweis darauf, wie groß mindestens der Einschnitt war, erhalten. Das Skelet geht aber intakt durch die operierte Partie hindurch, obgleich sicher bei der Operation hier ein klaffender Spalt bestand. Es besteht zwar an der Epidermis eine Einbuchtung, welche die Stelle der Incision auch äußerlich noch verrät. Im übrigen aber ist im Innern der Flosse keine Trennung der bindegewebigen Schichten oder eine Scheidewand aus Epidermis vorhanden wie beim Haupteinschnitt *A*.

Es ist an diesem Objekt nachträglich nicht mit Sicherheit zu bestimmen, ob die Heilung nach der Operation allgemein so zustande kam, daß sich die Incisionsränder zuerst mit Epidermis bedeckten und dann erst miteinander in Verbindung traten unter allmählicher Verschmelzung und Resorption des Epithelbelages der ehemaligen Wundränder, oder ob Heilung per primam erfolgte. Im letzteren Fall hätten sich Mesoderm mit Mesoderm und Ectoderm mit Ectoderm an korrespondierenden Partien der Schnittränder direkt nach der Operation wieder verbunden, sobald sich die Wunde schloß. Jedenfalls ist der größte Teil des Haupteinschnittes, soweit der Epithelbelag noch vorhanden und einheitlich (*Sp*) ist, ein Beweis, daß die erstere der beiden Möglichkeiten, die Verschmelzung anfänglich freier Epidermisbedeckungen der Wundränder, in der Tat eingeleitet wurde. Und auch für die übrigen Stellen der Incision *A* und der Incisionen überhaupt ist dieser Modus der weitaus wahrscheinlichere. Bei andern operierten Flossen sah ich, daß schon zwei Tage nach der Operation eine komplete Überhäutung der Wundränder eingetreten war (Journal e_1, 05). Dieselbe vollzieht sich also jedenfalls sehr schnell, ist aber dann keine der Verheilung der Lappen hinderliche Bildung, wie die Verschmelzung der Epithelien, soweit sie als Rest der Incision *A* erhalten sind, beweist.

Das Wesentlichste von diesen Befunden an der gesamten operierten Flosse für unsre Zwecke besteht darin, daß im Bereich des Haupteinschnittes *A* noch eine epitheliale Scheidewand besteht, welche als solide Schranke durch die ganze Dicke der Flosse hindurchgeht und, so weit sie vorhanden ist, jeden direkten Zusammenhang skeletogener Prozesse hüben und drüben von ihr unmöglich machen mußte; ebensowenig konnte die Einwirkung von Muskelanlagen, welche medial von der Epithelwand liegen, auf Skeletbildungen lateral von dieser stattfinden. Anderseits zeigt sich besonders an dem Nebeneinschnitt *B*, wie schnell die Einwirkungen der Incisionen so weit reparabel sind, daß die Skeletbildung an der

getroffenen Stelle wieder restituiert werden kann, und wie sehr es not tat, nicht zu lange mit dem Abtöten der Embryonen nach der Operation zu warten, um nicht die Spuren des Eingriffes verwischt oder gänzlich unkenntlich vorzufinden.

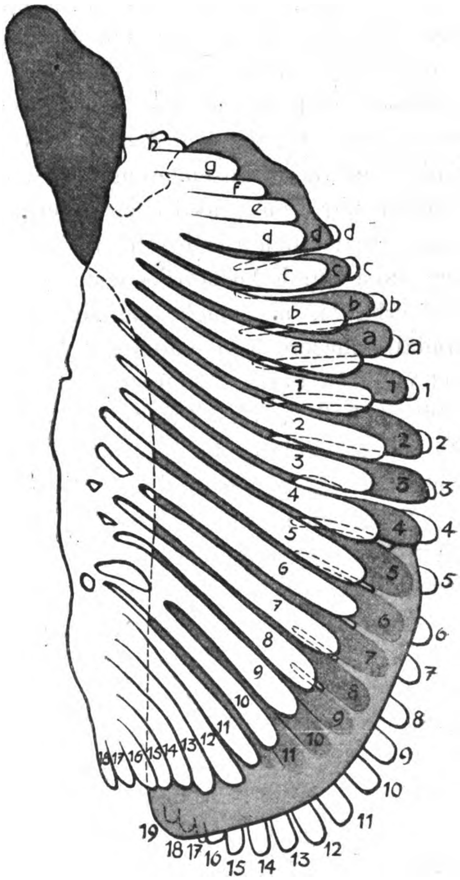
In unserm Fall sind aber am Skelet die wesentlichen Veränderungen eingetreten und sichtbar, welchen nach dem Plan des Experimentes unser Hauptinteresse zugewendet ist. Allerdings betreffen sie nur kleinere Partien des Flossenskelets; dies war zu erwarten, da größere Veränderungen in dem relativ geringen Zeitraum zwischen Operation und Fixierung des Embryo zeitlich unmöglich waren.

Die Rekonstruktion, welche Fig. 3 Taf. V wiedergibt, zeigt am cranialen Ende des Radienbesatzes drei völlig isolierte Skeletstäbe (*a*, *b*, *c*) und von diesen sind zwei (*b*, *c*) völlig und einer (*a*) fast völlig dem etwaigen Einfluß der Muskelstreifen entrückt (Textfig. 7). Das Präparat beweist also, daß Skeletstäbe der Brustflosse aus Material entstehen können, welches **zu keiner Zeit** der Entwicklung unter dem Einfluß der Muskulatur gestanden hat und welches **zur Zeit** der Verdichtung zu solchen Stäben ohne Zusammenhang mit dem Basipterygium ist. Der letztere Schluß ist wichtig, weil er bestätigt, daß bei *Pristiurus* keine freien Auswüchse des Basipterygium zur Bildung der Skeletstäbe nötig sind.

Ich möchte hier eine genauere Vergleichung der operierten und normalen Flosse des Embryo anschließen und dadurch dieses Resultat nach jeder Richtung hin sicher stellen. Um bequeme Bezeichnungen der Skeletstäbe und Muskelstreifen zu ermöglichen, habe ich denjenigen Radius, welcher zuerst völlig aus der Umgebung herausdifferenziert ist, mit *1* bezeichnet (Taf. V Fig. 4). Ich konnte dies an jüngeren normalen Stadien nachweisen, in welchen alle Radien, welche als Verdichtungszonen kenntlich waren, noch lateral im Zusammenhang standen und nur der hier mit *1* bezeichnete Skeletstab distal von seinen Nachbarn frei geworden war. Von ihm aus setzt sich der Prozeß, welcher schließlich alle Radien zu freien Zinken des gemeinsamen basalen Verbindungsstückes herausmodelliert, caudalwärts und cranialwärts fort. Ich bezeichne die cranial folgenden Radien mit den fortlaufenden Buchstaben des Alphabets (*a*, *b*, *c* ...), die caudal folgenden mit fortlaufenden Ziffern (*2*, *3*, *4* ...). Um für die Muskelstreifen ebenfalls bequeme Bezeichnungen zu gewinnen, war es am einfachsten, jedesmal den einem Knorpelstrahl anliegenden Musculus radialis mit der entsprechenden Ziffer bzw.

Buchstaben zu versehen. Bei den ventralen Muskelstreifen in Fig. 2 Taf. V bezeichnen also die Ziffern *1—11* Muskelstreifen, welche zu den mit denselben Ziffern versehenen Skeletstäben der Fig. 4 derselben Tafel gehören, während die Ziffern *12—18* die Numerierung einfach caudalwärts fortsetzen. Skeletstäbe sind hier in der weiteren Entwicklung noch zu erwarten, soweit überhaupt solche auftauchen. In Wirklichkeit finden sich bei *Pristiurus* insgesamt nicht mehr als 21 bis 22 Radien in der fertigen Flosse (RABL, 1897, S. 203, nach GEGENBAUR, 1865, Taf. IX Fig. 7 nur 19 Stück).

Fig. 8.



Skelet (dunkel) und ventrale Muskulatur (hell) der normalen Brustflosse, *Pristiurus* (vgl. Taf. V Fig. 2 u. 4), in ihrer natürlichen Lage. Originalrekonstruktion in demselben Größenverhältnis wie die Tafelfiguren, jedoch spiegelbildlich.

Ebenso bezeichnen die Buchstaben *a—d* Muskelstreifen, welche den mit denselben Buchstaben bezeichneten Skeletstäben entsprechen, und *e—h* setzen diese Bezeichnung fort.

In welcher Weise Skelet und Muskulatur der normalen Flosse topographisch zueinander orientiert sind, ist aus Textfig. 8 zu ersehen. Für die operierte Flosse gibt Textfig. 7, wie oben erwähnt, das entsprechende Bild.

Die Bezeichnungen der Skeletstäbe bringen also eine Succession zum Ausdruck, welche in der Entwicklung tatsächlich stattfindet. Ob dabei der Strahl *1* wirklich als einziger zuerst sichtbar wird, oder ob nicht gleichzeitig verschiedene Verdichtungszentren, zu denen er wahrscheinlich gehört, auftreten, kann ich nicht sagen, da ich nicht

genügende Erfahrungen über solche Stadien bei *Pristiurus* besitze. Bei *Spinax* hat E. Ruge in dem jüngsten von ihm beschriebenen Stadium der Radienentwicklung drei Radien gesehen (1902, S. 11). Ich zähle in dem jüngsten derartigen Stadium von *Pristiurus*, welches ich bisher fand, bereits sechs wohl begrenzte Radien (den Stäben *a*, *1*, *2*, *3*, *4*, *5* der Fig. 4 Taf. V entsprechend). Aber von diesen war nur einer, eben der mit *1* bezeichnete, fertig, d. h. als freier Stab allseitig aus der mit den übrigen gemeinsamen Matrix herausdifferenziert, während die andern fünf noch mit dem lateralen Ende in dieser steckten und erst in späteren Stadien frei werden. Diese Succession ist aber bei den Muskelstreifen keineswegs vorhanden. Und so ist deren Bezeichnung also ohne jede genetische Bedeutung, sondern nur von praktischem Wert. Die Muskelknospen wachsen vielmehr ziemlich gleichzeitig in die Flossenanlage hinein, verbinden sich dann durch Anastomosen zu den dysmetameren Musculi radiales und erhalten als solche an den Rändern der Flosse (namentlich caudal) Succurs von andern myogenen Elementen, welche später und nicht in Form von Muskelknospen erzeugt werden (vgl. Braus, 1899, S. 553 u. ff.). Zur Zeit, wenn die Skeletstäbe entstehen, ist also die Muskulatur im wesentlichen stabilisiert und aus gleich entwickelten Anlagen gebildet.

Vergleichen wir die Muskelanlagen der operierten Flosse mit denen der normalen (Taf. V Fig. 1, 2), so sehen wir, daß das Entwicklungsstadium bei beiden dasselbe ist. Die basalen Enden sind in Verbindung miteinander getreten und beginnen sich aufzubiegen, um ihren Ursprung auf die Rumpfwand und später auf den in dieser liegenden Schultergürtel zu übertragen und zu befestigen. Auch die Zahl und Lage der gebildeten Muskelstreifen ist in beiden Flossen identisch (vgl. Textfig. 6, S. 56). Die einzige Ausnahme macht das bereits S. 56 besprochene und erklärte Ausbleiben von Muskelstreifen der operierten Flosse, welche den Streifen *f*—*h* und vielleicht teilweise *e* in der normalen Flosse entsprechen, soweit dieselben in den zwischen Schnitt *A* und *B* liegenden Rayon fallen würden, und ferner das Ausbleiben von Muskelanlagen lateral von Incision *A*. An der letzteren Stelle würde man bei einer unversehrten Flosse die Spitzen der Musculi radiales *a*—*e* erwarten (Textfigur 7, S. 60). Sie konnten sich hier nicht bilden, weil zur Zeit der Operation noch keine dieser Muskelanlagen über die vom Messer getroffene Linie *A* hinausgewachsen und nach der Operation kein Eindringen der sich medio-lateralwärts ausbreitenden Anlagen infolge

der gesetzten Schranke mehr möglich war. Dagegen war zur Zeit der Operation wohl die Linie *α* von den Muskelanlagen bereits überschritten. Die hier von der Incision abgetrennten Kuppen der Anlagen *a*—*c* sind deutlich erhalten und bis gegen die Linie *A* hin entwickelt, ohne über das hier bestehende Hindernis hinaus zu können (Taf. V Fig. 1 *a'*, *b'*, *c'*). Schließlich sei noch darauf aufmerksam gemacht, daß die basalen Enden der Muskelanlagen auch soweit sie mit den zwischen *A* und *B* unterdrückten Anlagen *e* bzw. *f*—*h* korrespondieren, in der Nähe des Schultergürtels wohlentwickelt sind (Fig. V Taf. 1; siehe besonders Textfig. 6, S. 56, in welcher deutlich ist, daß die Muskelanlagen der operierten Flosse an der medialen Grenze der Muskulatur gerade so weit cranialwärts reichen, wie die der normalen Extremität).

Aus dem Vorhergehenden ergibt sich, daß die Muskelanlagen nur von der Basis der Flosse her in die lateralen Bezirke vorzuwachsen vermögen, daß dagegen keine Bildung von Muskelmaterial in loco, d. h. von etwa lateral bereits vorhandenen, von den Muskelknospen unabhängigen und deshalb zwischen den Mesodermzellen zunächst nicht kenntlichen Bildungszellen erfolgt. Eine solche Annahme, wie sie hier widerlegt wird, liegt nicht so fern, wie man etwa denken könnte. Differenzieren sich doch bei manchen Flossen der Teleostier auch die Extremitätenmuskeln gerade so wie das Skelet aus Mesodermzellen heraus, welche schon vorher innerhalb der Flosse eine einheitliche Verdichtung bilden. HARRISON (1895, S. 504) hat die Annahme für diese und für die Extremitäten höherer Wirbeltiere für wahrscheinlich erklärt, »daß die mesenchymatischen Zellen, die sich vorher aus dem Verbande des epithelialen Mesoderms« (also der äußeren Cölomlamelle) »abgelöst haben und die Anlage der Extremitäten bilden, zu jener Zeit noch durchaus undifferenzierte Mesodermzellen sind, und daß die verschiedenen Einflüsse, welche die Differenzierung späterhin bewirken, erst dann sich geltend machen können, wenn die Zellen ihre endgültige Lage in der Extremitätenanlage eingenommen haben«. Danach müßte es also bei *Salmo salar*, dem Objekt, auf welches sich HARRISON vornehmlich stützt, nicht unmöglich sein, auch nach partieller Durchtrennung der Flosse nach Art der Textfig. 1 distal von der Incision *A* Muskeln zu erhalten; denn diese sollen sich ja aus indifferentem, in loco stationiertem Material entwickeln. Ähnliches ist also in der hier bei *Pristiurus* untersuchten Region der Brustflosse keineswegs der Fall. Daß aber auch bei Selachiern und speciell bei *Pristiurus* an

solche lokale myogene Quellen gedacht werden kann, habe ich früher gezeigt, als ich fand, daß zu dem von den Muskelknospen an die Brustflosse gelieferten Material nachträglich noch Neues hinzukommt (1899, S. 555). Wenigstens entsprechen die Muskelknospen, welche bei *Pristiurus* anfänglich in die Flosse eintreten, nur dem 3. bis 14. Myotom, während in etwas älteren Embryonen, welche 27,5 und 31,5 mm in konserviertem Zustand maßen, also gerade so alt oder nur wenig älter als das hier untersuchte Tier waren, sich noch Muskeln hinzugesellt haben, welche von Nervenästen des 15. und 16. Myotoms versorgt und nicht in Form von Knospen an die Flosse abgegeben werden. Es betrifft dies freilich den caudalen Teil der Flosse. Der craniale Teil der Muskulatur ist bei *Pristiurus* daraufhin noch nicht untersucht. Wenn es nach den Erfahrungen bei *Spinax* und den Nervenverhältnissen der *Pristiurus*-Flosse in älteren Stadien auch nicht wahrscheinlich ist, daß an dieser Stelle solche von den Muskelknospen unabhängigen Muskelzuflüsse wie am caudalen Flossenrand eintreten, so ist es doch nicht unwichtig, aus dem Resultat des Experimentes zu erfahren, daß jedenfalls eine Differenzierung solcher Zellen in loco nicht stattfindet. Es wäre wichtig, den entsprechenden Eingriff am caudalen Rand der *Pristiurus*-Flosse zu machen, um dort den Weg festzustellen, welchen die Zuflüsse von myogenem Material aus dem 15. und 16. Myotom einschlagen. Ich habe früher die Vermutung ausgesprochen, daß dieselben zwar in loco auftauchen, aber von der Muskelbildungslamelle der betreffenden Ursegmente (mediales Blatt der Somiten) ihren Ausgang nehmen, indem ich andre Entstehungsmöglichkeiten, gestützt auf die histogenetischen Verhältnisse von *Pristiurus*- und namentlich von *Torpedo*-Embryonen, ausschalten zu können glaubte (1899, S. 562 u. ff.). Mit Hilfe des Experimentes lassen sich gewiß hier neue und entscheidende Aufschlüsse erzielen. Leider mußte ich mich aus äußeren Gründen diesmal auf die Versuche an den cranialen Flossenbezirken beschränken.

Die Skeletanlagen der normalen und operierten Brustflosse unsres Objektes sind histologisch aus Verdichtungen des Mesoderms gebildet, welche stellenweise (Schultergürtel und Basipterygiumanlage) als Vorknorpelgewebe bezeichnet werden können, stellenweise (Radien) noch relativ locker sind und deshalb mehr Vorstufen des Vorknorpels darstellen. Hyaline Grundsubstanz ist an keiner Stelle gebildet. Die Grenzen gegen die umgebenden lichteren Partien des Mesoderms sind natürlich um so weniger scharf, je weniger

der betreffende Abschnitt die typische dichte Zusammensetzung fertigen Vorknorpels hat. Sie treten in den Zeichnungen (Taf. V Fig. 3, 4) bestimmter hervor als am Objekt selbst, sind aber am letzteren namentlich beim Rekonstruieren nicht zu verwechseln, weil sie nicht auf einen Schnitt der Serie beschränkt sind, sondern weil das auf einem Schnitt Erkannte auf den folgenden seine natürliche Fortsetzung finden muß, wenn kein Irrtum vorliegt.

Die Skeletanlage besteht bei beiden Flossen aus dem Schultergürtel (*Sch*), dem Basipterygium (*Bp*) und den Radien. Von letzteren ist nur eine bestimmte Zahl in ihrem ganzen Kontur freigelegt, andre sind nur teilweise aus der Gewebsplatte herausdifferenziert, aus welcher sie entstehen, verschiedene der 19—22 Radien des ausgebildeten Tieres fehlen noch. Die Figuren Taf. V zeigen die Rekonstruktionen von der ventralen Seite. Am Schultergürtel liegt also dem Beschauer das Coracoid zunächst, die Scapula verschwindet in der Tiefe und ist infolge der perspektivischen Verkürzung nicht anschaulich zu sehen. Die Skelete sind so gestellt, daß die Nervenkanäle (welche von dem Bündel der Nervenäste *N* für die vordersten Muskelstreifen passiert werden) und die Gefäßkanäle *G* auf derselben Horizontalen stehen. In dieser Stellung korrespondieren einander alle identischen Partien normaler Flossen. In Textfig. 7 und 8 ist das Skelet beider Flossen in der am Objekt vorhandenen topographischen Beziehung zu der ventralen Muskulatur wiedergegeben. Die Muskeln liegen zu oberst und zwischen ihnen schimmert das tiefer, in der Mitte des Flossenlappens liegende Skelet durch. Am tiefsten und nur mit den distalen Enden sichtbar liegt die dorsale Muskulatur, welche der dorsalen Fläche des Flossenlappens unmittelbar anliegt und deshalb für die Betrachtung von der ventralen Seite her durch alle übrigen Bestandteile überlagert ist. Eine solche Einsicht in den Aufbau der Flosse, wie sie diese Figuren vermitteln, ist nur durch Isolierung der in Frage stehenden Elemente vermittels der Rekonstruktion zu erzielen. Am intakten Objekt erkennt man nur und auch nur unvollkommen die Muskelkonturen (Fig. 2 Taf. IV).

Die Größe des Skeletes der freien Flosse, speciell die Größe und Zahl der Radien unterscheidet sich bei der operierten Flosse kaum von derjenigen der normalen (Fig. 3, 4 Taf. V). Es sind wohl die caudalsten Radien bei der ersteren (*6—10*) noch weniger scharf herausmodelliert als bei der letzteren, auch fehlt bei der operierten Flosse eine Andeutung des Radius *11*, welche bei der

normalen vorhanden ist. Eine geringe Retardation ist also wohl bemerkbar und auch als Folge der Störung der Entwicklung durch den blutigen Eingriff verständlich. Sie äußert sich bei den cranial gelegenen Radien darin, daß am operierten Objekt eine Andeutung des Radius *d*, welche beim normalen vorhanden ist, fehlt. Viel wichtiger als diese unbedeutenden Verzögerungen der Entwicklung, welche die operierte Flosse erkennen läßt, ist gerade der Umstand, daß im allgemeinen die Entwicklung des Skelets nach der Operation in typischer Weise vorwärts geschritten und deshalb ein der normalen Extremität desselben Tieres direkt vergleichbares Objekt entstanden ist.

Der Defekt, welchen die Operation hinterlassen hat, beschränkt sich auf eine Spalte im Basipterygium im Bereich des Einschnittes *A*. Die Incision *B* (und eventuell *α*) hat keine andauernde Veränderung der Entwicklung gesetzt. Der Lage dieser Incision nach mußte dieselbe ursprünglich, als sie an Ausdehnung dem noch in der Muskulatur bestehenden Defekt entsprach (Textfig. 7), bereits angelegte Partien des Skelets treffen und durchtrennen. Wenigstens ist bei *Spinax*, bei welchem die früheste Entstehung des Basipterygium sehr übersichtlich ist, gerade die im Bereich von Schnitt *B* befindliche Partie des Basipterygium diejenige, welche anfänglich allein als kleiner Auswuchs des Schultergürtels da ist (E. Ruge, 1902, S. 8 und H. Braus, 1904, S. 385, siehe diese Abhdl. Textfig. 14). Sie ist also die älteste Partie des Basipterygium, an welche sich alle andern erst später anschließen. Es ist deshalb im höchsten Grad wahrscheinlich, daß im Augenblick der Operation, in welchem der Embryo seinem äußeren Habitus und den Maßen nach dem späteren Fixierungsstadium viel näher stand, als dem in Fig. 5 Taf. IV abgebildeten (vgl. S. 54), wenigstens die ältesten Teile des Skelets, der Schultergürtel und der Beginn des Basipterygium, gebildet waren; denn der Embryo der Fig. 5 Taf. IV, repräsentiert das letzte Stadium, welchem distale Skeletanlagen noch fehlen. Das Verhalten des Basipterygium bei der operierten Flosse an der von der Incision *B* getroffenen Stelle würde also so zu erklären sein, daß die durchtrennten Teile der Skeletanlage sich wieder aneinanderlegten, sobald die Stücke der Flosse sich näherten, verschmolzen und schließlich miteinander glatt verheilten (vgl. S. 61).

Ein solcher Verheilungsprozeß ist höchstwahrscheinlich auch im Bereich der Incision *A* bereits im Gange. Wir sahen, daß die Incision anfangs weiter caudalwärts reichte, als jetzt der noch be-

stehende Einschnitt und die Epithellamelle im Innern der Flosse anzugeben scheint (Textfig. 7, vgl. auch S. 60). Da wo nun die Muskelstreifen noch getrennt sind (Streifen *1* und *2*, Textfig. 7), ist das Skeletgewebe einheitlich. Es könnte sein, daß die Skeletogenese lateral von dem Einschnitt *A* erst einsetzte, nachdem bereits die Verheilung des abgetrennten Flossenlappens an dieser Stelle erfolgt war. Dann hätte ja von vornherein eine Kontinuität zwischen den Anlagen der Radien *2* und *1* mit dem Basipterygium, die jetzt an der operierten Flosse besteht, zustande kommen können. Viel wahrscheinlicher aber ist es, daß die Verheilung der Incision an dieser Stelle langsamer, weil auf Umwegen und nicht per primam erfolgte (vgl. S. 61), und daß also die Radien *2* und *1* zunächst als separate Centren gebildet wurden und sich anfänglich so wie jetzt noch die Skeletstäbe *a—c* verhielten. Die Art, wie Radius *1* mit dem Basipterygium zusammenhängt, macht auch gar nicht den Eindruck, als ob hier die Skeletogenese schon gerade so lange im Gange wäre, wie im Radius selbst. Die Verbindung ist ganz dünn (Fig. 3 Taf. V) und auch histologisch aus ganz locker angeordneten Mesenchymzellen zusammengesetzt und somit noch indifferenter gebaut als der Radius selbst. Es ist also höchst wahrscheinlich, daß nicht nur die drei Radien *a—c* separat und unabhängig vom Basipterygium angelegt wurden, bei denen darüber kein Zweifel bestehen kann, sondern im ganzen fünf (*2*, *1*, *a*, *b*, *c*) und daß von diesen der Stab *2* bereits ganz mit dem Basipterygium verlötet ist, daß bei *1* auf die vorläufig partiell bestehende Verbindung bald eine komplette gefolgt wäre, und daß schließlich, wenn der Embryo lange genug gelebt hätte, auch den jetzt völlig separaten Radien die bei normalen Flossen von vornherein übliche Kontinuität mit dem Basipterygium nachträglich zuteil geworden wäre. Es ist also hier das Verhältnis scheinbar ganz umgekehrt wie bei normal sich entwickelnden Radien. Diese entstehen immer in Kontinuität mit dem Basipterygium und später als dieses, ein Entwicklungsbild, aus welchem geschlossen werden könnte, daß das Basipterygium das Material für die Radien aussendet und die unentbehrliche Matrix für dieselben sei. Hier jedoch bilden sich Radien wenigstens insofern frei vom Basipterygium, als sie basal und direkt von demselben unabhängig sind und erst nachträglich mit ihm verschmelzen. Ob sie aber nicht nach den Seitenkanten zu, also von der nicht operierten Partie der Flosse und von den hier bestehenden Radien her Material empfangen und also indirekt doch von dem Basipterygium Zufluß oder Einwirkungen

andrer Art erhalten, das läßt sich nach diesem Objekt nicht entscheiden, weil nach dieser Seite eine breite Verbindung zwischen dem Operationsgebiet und den unbehelligt gebliebenen Teilen der Brustflosse existiert. Es ist also abzuwarten, was uns über diesen Punkt das gerade umgekehrt (Textfig. 2) behandelte Objekt lehren wird, welches ich im folgenden Abschnitt beschreiben will. Denn bei ihm ist gerade die Brücke zerstört worden, welche hier besteht, und statt dessen besitzt es dort noch die normale Verbindung, wo hier eine Schranke (*A*) erzeugt ist.

Das topographische Verhalten der Muskeln zu den Skeletstäben in der operierten Flosse belehrt uns (Textfig. 7), daß die Radien *a* bis *c* unabhängig von sonst regelmäßig die entstehenden Radien dorsal und ventral flankierenden Muskelstreifen entstanden sind. Denn solche fehlen. Es ist allerdings die ventrale Muskelanlage *1'* ein wenig über Radius *a* hinübergelehnt, doch ist dem wohl kaum Bedeutung beizulegen. Wichtiger ist, daß die entsprechende dorsale Muskelanlage nicht aus einem, sondern aus d r e i epithelial gebauten Häufchen besteht. Diese erstrecken sich aber n i c h t ü b e r d e n S t a b *a* c r a n i a l w ä r t s hinaus. Die Radien *b* und *c* sind also sicher völlig ohne die übliche Muskelbedeckung entstanden. Bei Radius *a* fehlt auch die ventrale Muskelanlage *a*, während es bei der dorsalen zweifelhaft sein kann, ob sie vorhanden ist oder nicht. Die Lage der drei epithelialen Häufchen in der dorsalen Muskellage oberhalb der Radien *1* und *a* spricht mehr dafür, daß der Operationsschnitt hier von der Muskelanlage *1* zwei kleine Partikelchen losgetrennt hat und daß diese für sich erhalten geblieben sind, als daß es sich um ein Stück des Muskelstreifens *a* handele. Ich glaube deshalb, daß auch Radius *a* ganz unabhängig von den beiden normaliter mit ihm korrespondierenden Muskelstreifen *a* gebildet worden ist. Strikte bewiesen ist es für Skeletstab *b* und *c*.

Dadurch, daß der lateral von der Hauptincision *A* liegende Lappen perspektivisch in der Zeichnung Taf. V Fig. 1, 3 verkürzt ist, sehen die Radienanlagen *1—c* schmaler aus als sie in Wirklichkeit sind. Sie sind aber in der Tat, wenn auch nicht so beträchtlich wie es nach der Figur den Anschein hat, schmaler als die entsprechenden der normalen Flosse und namentlich etwas enger zusammengedrängt als diese. Ich führe dies auf den örtlichen Platzmangel zurück; denn die noch bestehende Durchtrennung der Flosse beeinträchtigt den Platz am stärksten, welcher in der Norm den cranialsten Radien zukommt. Das Skeletcentrum *c* ist schon lateral-

wärts verschoben, und falls *d* noch aufgetreten wäre, so wäre für dieses nur noch weiter von dem üblichen Ort entfernt Raum vorhanden gewesen. Das Wesentliche jedoch ist in der operierten Flosse vorhanden, daß nämlich die Radienanlagen in einer Reihe wie Stäbe eines Stackets ausgerichtet sind.

b. Resultat der senkrecht zur Flossenbasis (nach dem Schema der Textfig. 2) vorgenommenen Zerschneidung.

Das Objekt, auf welches ich mich hier stütze, ist ein Embryo von *Scyllium canicula* (Journal $A_3\frac{04}{}$). Ich habe leider bei der Operation eine Messung und Zählung der Kiemenfäden nicht vorgenommen. In meinen Notizen ist nur angegeben, daß lange Kiemenfäden vorhanden, und daß die Brust- und Bauchflossenanlage durch wohlbegrenzte Lappen vertreten waren. Der Embryo wurde durch Injektion von Chloroformwasser betäubt und die Operation durch eingeführte Elektroden auf elektrolytischem Weg vorgenommen. Da dazu keine Ausschneidung eines inneren Fensters (*b* Textfig. 3 und 4) nötig ist, vielmehr kleine Schlitzchen genügen, welche gerade die Elektroden hindurch und im übrigen die innere Lage der Schale intakt lassen, und ich damals noch nicht wagte, den Embryo aus einem Fenster herauszuzerren und der Beobachtung frei zugängig zu machen, schließlich auch die Chloroformierung wegen der drohenden Störungen des Kreislaufes nicht bis zur tiefen Narkose getrieben werden darf und deshalb die noch vorhandenen Bewegungen des Tieres hinderlich sind, so wird es für denjenigen, der die Lebhaftigkeit und Durchsichtigkeit lebender Selachierembryonen aus eigner Beobachtung kennt, nicht wundernehmen, daß diese Notizen so dürftig ausfielen. Die Elektroden wurden so aufgesetzt, daß die eine auf der dorsalen, die andre auf der korrespondierenden Stelle der ventralen Flossenfläche ruhte, und dann in dieser Lage aufeinander zugedrängt. Die Flosse wurde auf diese Weise in einer Linie senkrecht zu ihrer Basis zerstört, wie wenn ein schneidendes Instrument in dieser Richtung eingewirkt hätte. Die genauere Lokalisation der Zerstörung ließ sich später aus dem Befund am fixierten Embryo noch ablesen. Es drang bei der Operation die Spitze der auf die ventrale Fläche aufgesetzten Elektrode etwas in das Gewebe der Flosse ein, und da es der stärker wirkende negative Pol war, so entstanden im Moment des Schließens der Stromkette Gasblasen innerhalb der Flosse an dieser Stelle. Der Strom wurde von zwei DANIELL-Elementen, welche hintereinander geschaltet waren, geliefert

und wirkte sofort in der vollen Kraft ein. Diese betrug nicht ganz $^1/_5$ Milliampère und wirkte während einiger Sekunden. Bei Beendigung der Operation war die Zirkulation sehr verlangsamt und stockte manchmal ganz. Der Embryo war völlig bewegungslos. Doch traten nach einer halben Stunde im gut durchlüfteten Seewasser bereits Bewegungen desselben ein. Diese hielten während der folgenden Tage an. Aus dem Protokoll ist allgemein zu erwähnen, daß der Embryo stets einen gesunden Eindruck machte. Am ersten Tag nach der Operation notierte ich: »In linker Brustflosse ein großes Loch und daneben ein kleineres. In dieser Gegend hat äußerer Kontur eine Einziehung.« Das »große Loch« entsprach der Stelle, wo bei der Operation Gasblasen sichtbar waren, und lag mehr nach der Basis der Flosse zu als die Einkerbung. Am folgenden Tag notierte ich: »Linke Brustflosse mit Einschnitt, Löcher verschwunden.« Am achten Tag nach der Operation sah ich durch die Schale hindurch, daß die cranial vor dem Einschnitt befindliche Partie der operierten Flosse die normale Horizontalstellung beibehalten hatte, daß dagegen die caudale vertikal gestellt und zwar ventralwärts umgelegt war. Diese Stellung blieb während des ganzen Tages konstant. Am Abend Eröffnung der Schale und Fixierung des Embryo in Narkose. Die beschriebene Stellung der Flossenteile war nicht veränderlich (Fig. 1, 3 Taf. IV).

Der Embryo wurde in eine Horizontalserie zerlegt, und aus dieser durch graphische Rekonstruktion nach Kastschenko eine Darstellung der Skelete der normalen und operierten Brustflosse (Fig. 3, 4 Taf. VI) sowie eine Wiedergabe der Oberfläche der ventralen Muskulatur (Fig. 1, 2 Taf. VI) und der Topik des Skelets und der Muskeln in beiden Flossen (Textfig. 9 und 10) gewonnen.

Dadurch daß die beiden Lappen, in welche die Flosse bei der Operation zerteilt wurde, nicht in derselben Ebene verblieben, ist eine Heilung des Defektes in diesem Fall unmöglich gewesen. Wie weit derselbe allerdings basalwärts ursprünglich vordrang und ob nicht innerhalb des Basipterygium ein Ausgleich der Verletzung eingesetzt hat, entzieht sich der Beurteilung. Der craniale Extremitätenabschnitt wurde keinesfalls durch Muskelkontraktion in diese Stellung gebracht und in ihr festgehalten, da gerade auf dieser Seite die Muskeln schwach entwickelt sind und außerdem die Stellung eine fixierte war. Eher ist daran zu denken, daß die Ausheilung der Wundränder eine solche Verkrümmung veranlaßte, weil der Defekt ventral größer ist als dorsal und, wie ich noch an der

Muskulatur zeigen werde, gerade in dem caudalen Lappen besonders groß gewesen sein muß. Die Photographie Fig. 1 Taf. IV zeigt die operierte Flosse von der Seite, so daß der horizontal stehende craniale Flossenabschnitt in perspektivischer Verkürzung gesehen ist, während Fig. 1 Taf. VI gerade umgekehrt den caudalen Abschnitt

Fig. 9.

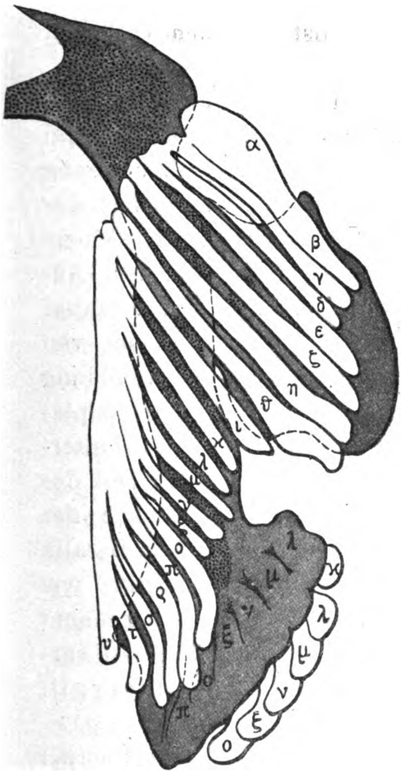


Fig. 10.

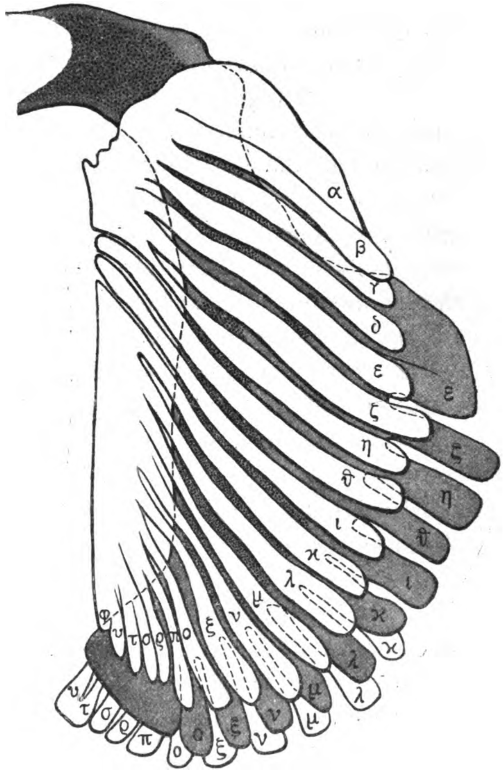


Fig. 9. Ventrale Muskelanlagen (hell) und Skeletanlagen (dunkel) der operierten Brustflosse, *Scyllium* (vgl. Taf. VI Fig. 1, 3 *a*), in ihrer natürlichen Lage. Originalrekonstruktion in demselben Größenverhältnis wie die Tafelfiguren.

Fig. 10. Normale Brustflosse, *Scyllium*, entsprechend der operierten in Textfig. 9 dargestellt (vgl. Taf. VI Fig. 2, 4), jedoch spiegelbildlich.

in dieser Verkürzung zeigt, weil hier der Embryo auf dem Rücken liegend gedacht sein soll.

Bei der normalen Flosse liegt natürlich die ganze Ausbreitung in derselben Ebene und ist in der Ventralansicht voll zu überschauen (Fig. 2 Taf. VI).

Das Skelet beider Flossen besteht aus dem Schultergürtel, dem mit ihm kontinuierlich zusammenhängenden Basipterygium und den diesen aufsitzenden Radien. Letztere sind bei der operierten Flosse nur in dem caudalen Teil des Basipterygium entwickelt und deshalb in der Hauptfigur in der Verkürzung zu sehen. Ich habe diese ganze Partie des Skelets plastisch in Wachs modelliert und in Fig. 3 *b* von der Fläche abgebildet. Es sind sieben Skeletstäbe entwickelt (λ—ϱ)[1]. Über die Beziehung derselben zum Basipterygium erhalten wir schon aus dem histologischen Verhalten des Skeletgewebes einigen Aufschluß.

Die Skeletogenese ist bei beiden Flossen bereits in das Knorpelstadium eingetreten und zwar ist hyaline Grundsubstanz an drei Stellen vorhanden. Einmal ist der Schultergürtel in Verknorpelung begriffen und infolgedessen sieht man die Stelle, wo später das Schultergelenk gebildet werden soll. Dasselbe wird von einem zapfenförmig vorspringenden Stück des Schultergürtels *G*, der »Anfügestelle« nach Gegenbaur (1865, Taf. IV Fig. 7), getragen. Dieser Vorsprung ist bei Embryonen von *Scyllium*, wie es scheint viel größer als beim erwachsenen Tier, wenigstens nach der Abbildung Gegenbaurs zu urteilen. Zweitens sind Knorpelcentren im Basipterygium vorhanden, welche ebenfalls die Stelle des späteren Schultergelenks begrenzen und von denen das größere im basalen Teil des Basipterygium terminalwärts zieht. Letzteres ist die Anlage des Basale metapterygii, welches bei *Scyllium* von den drei Basalia (B. metapterygii, mesopterygii und propterygii) zuerst auftritt, wie Balfour (1881 A) fand, und welches ich primäres Basale genannt habe (1904 B, S. 213). Das kleine Centrum, welches eben erst entstanden sein kann, ist die Anlage des Basale mesopterygii, eines der sekundären Basalia.

Alle übrigen Bestandteile des Skeletes bestehen aus Vorknorpel oder (an den Enden der Radien und dem cranialen und namentlich caudalen Rande der Skeletplatte) aus Vorstufen des Vorknorpels,

---

[1] Die Radien sind mit griechischen Buchstaben bezeichnet, um nichts zu präjudizieren. Denn eine genetische Bezeichnung wie in Fig. 4 Taf. V war hier vorderhand nicht möglich, weil mir kein Stadium zu Gesicht kam, in welchem nur ein Radius frei herausdifferenziert war. Über die Identität der in Fig. 3 und 4 Taf. VI mit gleichen Buchstaben bezeichneten Teile wird erst ein Urteil möglich sein, wenn wir die Beziehung der Radien zu den Muskeln und diejenigen letzterer untereinander bei der normalen und operierten Extremität betrachten werden.

bei welchen die Zellen schon so dicht zusammenliegen, daß diese Stellen sich zwischen der helleren Umgebung des übrigen Mesoderms eben abgrenzen lassen, ohne daß sie schon das typische kompakte Gefüge fertigen Vorknorpels zeigen.

In der normalen Brustflosse (Fig. 4 Taf. VI) sitzen dem primären Basale die sieben Radien ι—o auf. Die übrigen Radien fallen also in das Bereich der Basalia meso- und propterygii. Es sind drei bereits isolierte Radien ϑ—ζ und ein vierter eben in Anlage begriffener ε. Balfour (1881, S. 667) fand dasselbe in einem etwas älteren Stadium, in welchem bereits die Radien teilweise von den Basalia losgelöst, die sekundären Basalia aber noch nicht gesondert waren; denn er sagt: »it bears in my specimen of this age four fin-rays at its extremity, the anterior not being well marked«.

Vergleicht man hiermit die operierte Flosse, so sind die dort gebildeten sieben Radien zweifellos solche des primären Basale (B. metapterygii). Es wäre möglich, daß dieselben mit den sieben Radien der normalen Flosse identisch wären; nach der Topik zu den Muskeln, auf welche ich bei der Besprechung letzterer eingehen werde, ist es jedoch wahrscheinlicher, daß die Radien den normalen Skeletstäben λ—ϱ entsprechen und deshalb wurden sie in der Zeichnung mit diesen Buchstaben bezeichnet. Von diesen sind in der normalen Brustflosse Fig. 4 Taf. VI π und ϱ noch nicht sichtbar. Sie entstehen etwas später, denn im ganzen gehören in der ausgebildeten Flosse elf Radien zum Metapterygium (Gegenbaur, 1865, Taf. IX Fig. 8). Es wären also in der operierten Flosse am caudalen Ende noch zwei weitere Radien als schon angelegt sind, in der nicht operierten noch vier weitere zu erwarten gewesen. Jedenfalls ist die operierte Flosse gegenüber der normalen nicht zurückgeblieben, eher ihr in der Bildung von Radien voran. Auch die Bildung hyaliner Grundsubstanz hat mit der in der normalen Flosse Schritt gehalten.

Dazu steht in scharfem Gegensatz, daß die vier Radien der sekundären Basalia fehlen. Es kann also hier kein allgemeines Zurückbleiben der Flossenentwicklung im ganzen die Schuld sein. Auch ist dies dadurch widerlegt, daß nicht etwa das Skelet an der Stelle, wo die Radien zu erwarten wären, fehlt. Sondern Textfig. 9 zeigt aufs deutlichste, daß die Vorknorpelplatte fast gerade so weit lateral ausgewachsen ist, wie in der normalen Flosse die Radienenden reichen (Textfig. 10). An Stelle der erwarteten Skeletstäbe, welche topographisch zu den sekundären Basalia gehören,

finden wir in der operierten Flosse eine ungegliederte kompakte Vorknorpelplatte (*P*, Fig. 3 *a* Taf. VI).

Dieser Befund beweist, daß die Bildung der Radien aus in loco situiertem Material erfolgt, aber abhängig ist von der Beziehung desselben zu caudal von der Incision situierten Entwicklungsfaktoren. Denn in diesem Experiment ist der Zusammenhang mit dem Basipterygium belassen und trotzdem keine Radienbildung erfolgt, während das erst geschilderte Experiment (Fig. 3 Taf. V) die Verbindung mit dem Basipterygium zerstörte, aber diejenige mit den caudalwärts befindlichen Teilen der Flossenanlage beließ.

Man könnte sich die Abhängigkeit der Radienbildung im Territorium des Meso- und Propterygium nach dem Befund der Fig. 3 Taf. VI entweder so vorstellen, daß das Material für diese Radien von dem Metapterygium geliefert wird und nun durch den Operationsschnitt senkrecht zur Basis der Flosse gehindert wäre, nach der Bildungsstelle für jene Radien abzufließen. Oder aber man kann sich das Verhältnis so denken, daß das Material für die Radien der sekundären Basalia gerade so in loco gebildet wird wie dasjenige für die Radien des primären Basale, daß jedoch ein Impuls unbekannter Art, welcher von dem letzteren ausgehen muß, nötig ist, um dieses Material zur Bildung von Verdichtungscentren, dem Beginn der Radienbildung, zu veranlassen. Die letztere von diesen beiden Annahmen kann nach dem in Fig. 3 Taf. VI abgebildeten Präparat allein richtig sein. Dies sei hier näher begründet.

Schon Balfour und E. Ruge haben die Frage ventiliert, ob das Extremitätenskelet bei Haien durch Wachstum von einem Punkt her aus sich heraus oder durch Angliederung neuen Materials an das bereits gebildete entsteht. E. Ruge (1902, S. 5) sagt darüber bei Besprechung des Wachstums des Schultergürtels: »ob ‚vermöge einer Differenzierung der Mesoblastzellen in situ‘, wie Balfour (Vetter, S. 536) meint, oder durch eifriges mitotisches Propagieren der Blastemverdichtungsränder, lasse ich dahingestellt«, und an andrer Stelle (l. c., S. 9), als es sich um das Wachstum des Skelets in der freien Flosse handelt: »Die schon oben offen gelassene Frage, wie dieses Wachstum vor sich gehe, ob eine fortschreitende ‚Differenzierung der Mesoblastzellen in situ‘, wie es Balfour für den Schultergürtel angibt, oder ob ein Vordringen durch sich neu bildende, aus den schon vorhandenen Skeletzellen hervorgehende, an diese sich gleichmäßig

ansetzende Zellgenerationen statthat, wage ich nicht zu entscheiden. Die an der Wachstumsgrenze so viel häufigeren Mitosen möchte ich weder für die eine noch für die andre Anschauungsmöglichkeit ins Feld führen.«

Zu dieser vorsichtigen Fassung kamen RUGE und ich, weil die (allerdings zahlreichen) Kernteilungsfiguren nicht immer so situiert sind, daß sie mit Sicherheit den Teilen zugerechnet werden können, welche schon Vorstufen des Vorknorpels sind. Teilen sich aber auch solche Zellen, welche noch nicht als Skeletoblasten erkennbar sind, so ist natürlich mit den Mitosen für diese Frage nicht viel anzufangen. Denn es ist dann wieder unentschieden, ob das skeletogene Material aus sich heraus wächst und sich in fremde Bezirke vorschiebt, oder ob es Succurs von indifferent aussehenden Zellen erhält, welche von den neuentstehenden Skeletteilen eingenommene Stellen bereits vorher besetzt hielten. Natürlich gilt dies nur für unsern Spezialfall. Sind die Grenzen eines Gewebes scharf genug und die Mitosen sicher zu lokalisieren, so bilden sie ja in der Tat ein vortreffliches Mittel, unter Umständen Wachstumscentren rein mikroskopisch zu erkennen (vgl. SCHAPER-COHEN, 05).

Das Resultat des Experiments an der hier beschriebenen *Scyllium*-Flosse ermöglicht nun eine exakte Entscheidung dieser Frage, wenigstens für einen bestimmten Teil des Skelets der Selachierflosse. Würde von den Teilen der Flosse aus, welche caudal von der Incision liegen, Material für die Radien der sekundären Basalia gestellt, so könnte sich jenseits des Operationsschnittes keine Skeletplatte gebildet haben, wie sie tatsächlich in Fig. 3 *a* Taf. VI die zu erwartenden Radien vertritt. Es ist also die Potenz der Materialbildung an der Stelle, wo die Skeletstäbe aufzutreten pflegen, vorhanden. Das wird weiterhin durch das Resultat des andern Experiments erläutert, in welchem dasselbe Stück der Flosse bei *Pristiurus* durch einen zur Basis parallelen Schnitt vom Basipterygium isoliert wurde (vgl. S. 67). Es kommt also auf den Anstoß an, welcher erst die Potenz in Aktion setzt. Durch den Schnitt der Fig. 1 Taf. VI ist derselbe aufgehoben, durch den Schnitt der Fig. 1 Taf. V ist derselbe nicht verhindert worden. Der Impuls muß also von Teilen ausgehen, welche caudal von der senkrecht zur Flossenbasis geführten Zerstörungslinie in Fig. 1 Taf. VI liegen. Von den Anlagen der Flossen in diesem Bezirk kommt aber nur das Skelet, also in erster Reihe die Radien des Metapterygium, in Betracht. Denn die Muskulatur ist nach dem Ergebnis des früher mitgeteilten

Experiments unbeteiligt. Von andern Bestandteilen der Flosse (Gefäßen, Nerven) ist ein Einfluß auf die Skeletbildung nicht anzunehmen.

Es geht aus den Untersuchungen von E. Ruge (1902) an der Brustflosse von *Spinax*-Embryonen hervor, daß diejenigen Radien, welche zuerst differenziert werden, zu den Skeletstäben des primären Basale (Metapterygium) gehören und zwar die cranialen Radien desselben darstellen. Ich habe dies bei den weiter unten reproduzierten Zeichnungen Ruges dadurch deutlicher gemacht, daß ich in das betreffende Stadium die spätere Grenze zwischen Basale metapterygii und Basale mesopterygii hinein punktierte (Textfig. 15 und 16 Linie *G*, vgl. auch Braus, 1904 B, Fig. 203 *d*, S. 213). Auch bei der Verknorpelung treten in diesen Radien die ersten Knorpelcentren auf (Textfig. 16 *b*).

Bei *Pristiurus* entspricht die Stelle, an welcher sich der erste völlig frei gelegte Radius befindet (Skeletstab 1, Fig. 4 Taf. V, vgl. S. 264), ebenfalls der cranialen Partie des später erst different werdenden Basale metapterygii.

Da nun sowohl caudalwärts wie cranialwärts von diesen zuerst auftretenden Radien Skeletstäbe neu auftauchen, so handelt es sich hier offenbar nicht um eine Succession, bei welcher ebensogut die Reihenfolge vertauscht werden könnte, so wie es gelang, in dem Objekt der Fig. 3 Taf. V statt des bei Selachiern häufigen Aussprossens von Radien aus dem Basipterygium eine Angliederung an dasselbe hervorzurufen. Es liegt vielmehr dieser Folge eine innere Ursächlichkeit zugrunde der Art, daß die zuerst entstandenen Radien die folgenden, diese wieder neue und sofort bedingen. Da in Fig. 3 *a*, *b* Taf. VI die Radien des primären Basale gebildet sind, diejenigen der sekundären Basalia aber völlig fehlen, so liegt die Annahme am nächsten, daß die Radienbildung kurz nach der Operation ungestört einsetzen konnte oder daß dieselbe zur Zeit der Operation im ersten Stadium der Differenzierung begriffen war und somit die cranial liegenden Skeletstäbe des Basale metapterygii bereits mehr oder minder deutlich angelegt waren. Trennte nun die zerstörende Einwirkung der Elektrolyse den Ort, wo die Radien zuerst auftauchen, von der Partie, welche als cranialer Lappen isoliert wurde, völlig ab oder traf sie die bereits gebildeten Radien so, daß nur in dem Lappen caudal von der Defektstelle schon gebildetes Radienmaterial übrig blieb, daß jedoch der Lappen cranial von derselben nichts davon enthielt, so konnte die weitere Entstehung von Skeletstäben

in dem caudalen Lappen in Gang erhalten bleiben, während sie in dem cranialen erlöschen mußte.

Es wäre deshalb interessant, zu wissen, ob bereits zur Zeit der Operation Radien gebildet waren. Daß anderseits keine Radienanlagen in dem Bezirk des durch die Operation isolierten cranialen Lappens vorhanden waren, geht daraus hervor, daß keine Skeletstäbe in demselben entwickelt wurden (S. 57). Gewisse Erscheinungen an der Muskulatur der operierten Flosse werden uns positiven Aufschluß darüber geben, in welchem Stadium sich die Skeletanlage befand, als der Eingriff stattfand.

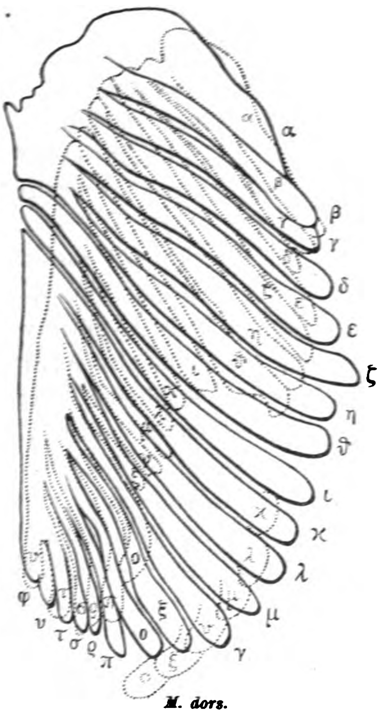
Auch bedarf es eines genaueren Studiums der Muskulatur der operierten Flosse, um ein zweites Resultat zu präzisieren, welches aus dem Befund am Skelet (Fig. 3 Taf. VI) abzuleiten ist, daß nämlich die Radienbildung **nur** von dem Verhalten des skeletogenen Materials und **nicht** von den Muskelanlagen ausgelöst werden kann.

Vergleichen wir die Muskelanlagen der operierten Flosse mit denjenigen der normalen (Fig. 1 und 2 Taf. VI), so zeigt sich, daß die Zahl der Muskelstreifen bei beiden nahezu dieselbe ist und daß auch von der Muskulatur die gleiche Entwicklungsstufe im histologischen und topographischen Verhalten erreicht wurde. Mit Ausnahme der epithelialen Endkolben ist die Umwandlung der Zellen in embryonale Muskelfasern ziemlich weit fortgeschritten. Außerdem sind die Musculi radiales mit ihren basalen Enden in Connex; aber an einzelnen Stellen macht sich an der operierten wie an der normalen Flosse bereits bemerkbar, daß die Verbindungen der Muskelstreifen wieder gelöst sind (ϑ Fig. 2, ϑ, η usw. Fig. 3) und daß die Musculi radiales selbständige Individuen darstellen, wie dies auch in der fertigen Selachierflosse bei manchen der Fall bleibt (Braus, 1900, S. 181). Denselben Prozeß der nachträglichen Auflösung der Muskelanastomosen fand ich bei *Spinax niger* in entsprechenden Entwicklungsstadien (1899, S. 541).

Die Zahl der Muskelstreifen in der operierten Flosse ist an sich unwesentlich; denn geringe Differenzen im Tempo der Entwicklung können zur Folge haben, daß ein oder zwei Musculi radiales mehr oder weniger in ihr als in der normalen Flosse vorhanden sind. Das Wichtigere ist, die bestehenden Muskelstreifen mit denjenigen der normalen Flosse zu identifizieren und zu bestimmen, welche von den hier existierenden bestehen und welche etwa fehlen oder andersartig gebildet sind. Ich bin wieder in der Weise vorgegangen, daß ich die Brustflossenskelete beider Flossen aufeinanderpauste und dabei

von der Stellung des Nervenloches im Schultergürtel (Hauptkanal) ausging, welches eine konstante Lage bei allen Selachiern einnimmt (Braus, 1898, 1904 B, S. 205 und 214, und E. Ruge, 1902, S. 10 Anm. 1). Da das topische Verhältnis der ventralen und dorsalen Muskellage zum Skelet bei der Rekonstruktion genau festgestellt wurde (Textfig. 9 und 10), so ließen sich, nachdem einmal die Skelete in identische Lage gebracht waren, auch die entsprechenden Muskeln aufeinander pausen. Dies ist in Textfig. 11 mit den Konturen der **ventralen** Muskulatur beider Flossen geschehen; die Figur ist also ein Pendant zu Textfig. 6 (S. 56). Wie bei dieser ist auch in Textfig. 11 die Muskulatur der normalen Flosse mit ausgezogenen Linien, diejenige der operierten Extremität mit Punktreihen konturiert. Die verschiedene Achsenstellung der Muskelstreifen beider Flossen zueinander in dieser Kombinationszeichnung rührt daher. daß beide Flossen in nicht genau derselben Stellung graphisch rekonstruiert wurden, wie aus der Oberflächenbetrachtung derselben in Fig. 1, 2 Taf. VI hervorgeht; dieser Übelstand wird in diesem Fall gegenüber Textfig. 6 noch vergrößert, weil die operierte Flosse wieder in sich verschieden gerichtet ist, da der eine Lappen horizontal und der andre vertikal steht. Ich habe, um die Lageverhältnisse deutlicher hervortreten zu lassen, in Textfig. 11 noch die **dorsalen** Muskeln mit ihren Enden aus dem caudalen Stück der operierten Flosse hineinpunktiert (Reihe *M. dors.* *o*—*x*).

Fig. 11.



Ventrale Muskulatur der normalen Flosse mit ausgezogenen, Muskulatur der operierten Flosse mit punktierten Konturen. *Scyllium*. Im übrigen siehe Erklärung im Text. Größenverhältnis dasselbe wie bei den Tafelfiguren. Kombinationsschema.

Das für uns Wesentliche ist aber doch aus der Zusammenstellung in Textfig. 11 zu entnehmen. Einmal geht aus derselben evident hervor, daß die cranio-caudale Gesamtausdehnung der Muskulatur

bei der operierten Flosse annähernd dieselbe ist wie bei der normalen, und daß die Lage des cranialen und caudalen Endes der Gesamtanlage zum Skelet bei beiden identisch ist. Sonst könnte der allgemeine Kontur beider Muskellagen nicht so gut übereinstimmen, wie es tatsächlich der Fall ist. Denn die Muskelkonturen sind ja, wie oben beschrieben wurde, nicht direkt aufeinander gepaßt worden, sondern von selbst aufeinander geraten, als ich die Skelete aufeinanderpauste.

Um die einzelnen Muskelstreifen miteinander identifizieren zu können, ist es wichtig, da, wo die ventralen Muskeln der operierten Flosse ι—ξ innerhalb des defekten Bezirks kürzer sind als die normalen Muskeln an entsprechender Stelle, auf die lateralen Enden der dorsalen Muskeln (*M.dors.* Textfig. 11) mit zu achten, weil bei diesen kein so ausgedehnter Defekt innerhalb der operierten Flosse besteht. Wenn man von den Stellen ausgeht, wo die lateralen Enden der Streifen ganz oder nahezu zusammentreffen (β, γ, δ, ε hüben und $\varkappa$, λ, μ, ν, π, ϱ, σ, τ drüben von der Operationsstelle), so ergibt sich, daß, so wie die Gesamtlänge beider Flossen übereinstimmt, auch die einzelnen Fascikel selbst miteinander direkt verglichen werden können, wie dies in den Figuren durch die entsprechende Bezeichnung mit griechischen Buchstaben zum Ausdruck gebracht ist. Dabei sind in der operierten Flosse höchstwahrscheinlich α und β noch nicht getrennt. Auch der Topik zum Skelet entsprechend (vgl. Textfig. 9 und 10) kann die betreffende Anlage in der operierten Flosse nicht etwa α der normalen Flosse entsprechen (was eine Umbenennung aller folgenden Musculi radiales der operierten Flosse zur Folge hätte). Denn α liegt in der normalen Flosse (Textfig. 10) völlig außerhalb des Rayons der Skeletanlage. Folglich kann der cranialste Muskelbezirk der operierten Flosse, welcher ziemlich stark in das Gebiet der Skeletanlage hineinragt, wenigstens nicht in diesem Teil mit α identifiziert werden. Entweder fehlt also α in der operierten Flosse noch ganz (wie auch in der operierten Flosse Textfig. 6 S. 56 die cranialsten Muskelanlagen e—g partiell ausgeblieben sind), oder es ist, was mir wahrscheinlicher ist, nur noch nicht aus dem betreffenden Stück gesondert. Ich bezeichne dasselbe deshalb mit $\alpha + \beta$.

Nach diesen Feststellungen ist es erst möglich, zu sagen, welche Muskelstreifen in der operierten Flosse in nächster Nachbarschaft zu der ungegliederten Skeletanlage PP' des cranialen Flossenlappens gefunden werden. Es sind die Musculi radiales β—ϑ (Textfig. 9); ι kommt schon nicht mehr in Betracht, da hier die Skeletplatte bereits

in den Defekt fällt. Aus Textfig. 10 geht hervor, daß von diesen Muskelstreifen ζ—ϑ zu den drei völlig frei modellierten Skeletstäben des Meso- und Propterygium gehören, ε ferner zu dem in Anlage befindlichen vierten Radius dieses Bezirks (vgl. S. 75). Die Muskelstreifen ε—ϑ hätten also in der ihnen topographisch entsprechenden Skeletplatte der operierten Flosse eine Verdichtung des Materials zu separaten Radienanlagen hervorrufen müssen, wenn sie dazu imstande wären. Man kann vielleicht einwenden, daß ϑ der Operationsstelle zu nahe liegt und daß dadurch eine Radienbildung unterblieben sei. Bei ε, ζ und η ist aber ein solcher Einwand unmöglich. Da ihnen keine Radien in der Skeletanlage entsprechen und im übrigen die Entwicklungsstufe des Skelets und der Muskulatur bei der operierten und nichtoperierten Flosse des Embryos die gleiche ist (S. 75 und 81), so ist für diese drei Radienanlagen nachgewiesen, daß sie lediglich des Anstoßes von Faktoren jenseits des operativen Defektes bedürfen, um in die Erscheinung zu treten, daß sie jedoch nicht durch ihnen lokal entsprechende Muskelanlagen »hervorgerufen« werden können. So ergänzt dieses Resultat das im vorigen Abschnitt gewonnene: dort ergab das Experiment positiv, daß Skeletstäbe auch ohne das Vorhandensein normal zugehöriger Muskelanlagen zur Differenzierung imstande sind, hier gelang der negative Nachweis, daß identische Muskelanlagen wie dort **nicht** die Bildung der normal zugehörigen Skeletstäbe hervorzurufen vermögen.

Der wahre Anstoß zur Bildung dieser Skeletstäbe geht vielmehr, wie bereits oben (S. 76) hervorgehoben wurde, von Faktoren caudal vom Operationsdefekt aus. Daß dies nicht eine Einwirkung von Weichteilanlagen sein kann, ist jetzt um so sicherer, da selbst die benachbarten keinen Einfluß auf die Skeletogenese besitzen. Es muß also der Zustand des Skelets selbst es sein, von welchem dieser Anstoß ausgeht. Die Entwicklungsstufe des Skelets zur Zeit des Eingriffs zu bestimmen, wäre deshalb sehr wünschenswert. Es kommt uns dazu ein zufälliger Nebenumstand der Operation zu statten, welcher an der operierten Flosse seine Spuren hinterlassen hat. Die ventrale Muskulatur hat nämlich an derselben einen besonders großen Defekt auch an der Stelle, wo der Extremitätenlappen jetzt intakt und das Skelet normal gebildet ist. Die Muskelstreifen ι—ξ sind gegenüber ihren nächsten Nachbarn stark verkürzt (Fig. 1 Taf. VI) und unter diesen liegen μ, ν und ξ so, daß sie gut ausgebildeten

Skeletteilen entsprechen (Textfig. 9). Es liegt also im jetzigen Zustand der Flosse selbst keine Veranlassung vor, daß dieselben im Wachstum etwa hinter o, π usf. zurückgeblieben sind. Es wurde jedoch während der Operation beobachtet, daß Gasblasen innerhalb des Gewebes der Flosse auf deren ventraler Seite unter der Wirkung der hier eingedrungenen negativen Elektrode auftraten, und eine Folge dieser energischen Einwirkung war ein Loch, welches ich am Tage nach der Operation beobachtete, welches aber am zweiten Tage nach dieser bereits äußerlich nicht mehr zu bemerken war (S. 72). Ein Rest dieser ausgiebigen Zerstörung der ventralen Flossenseite ist sicher der Defekt in der Muskulatur, der in einem halbkreisförmigen Ausschnitt aus dem lateralen Ende der Muskelanlagen besteht und von ϑ—ξ reicht. Das kleinere Loch, welches das Protokoll erwähnt, wird weiter basal gelegen haben, da wo die Skeletanlage bis an das primäre Knorpelcentrum des Basipterygium heran gespalten ist. Es hat keine Spuren an den Muskeln hinterlassen.

Der Effekt der Operation ist so zu verstehen, daß durch dieselbe die lateralen Teile der Muskelanlagen, also die »kolbenförmigen Bildungsorgane« (S. 56), zerstört wurden. Die Muskelstreifen o, π und folgende besitzen jetzt noch dieses Organ und verdanken ihm ihre Größe. Die Muskelstreifen ι—ξ besitzen an ihren Enden dagegen keine radiär angeordneten epithelialen Zellreihen, wie die übrigen, und besonders sind die Enden der Streifen μ, ν und ξ schmächtig und arm an indifferenten Zellen. Es geht aber auch aus dem Experiment an der *Pristiurus*-Flosse der Fig. 1 Taf. V hervor, daß zwar die vom Hauptschnitt *A* abgetrennten Enden der Muskelanlage *1* und *2* (*1'* und *2'*) so weit auszuwachsen vermochten wie die intakt gebliebenen Streifen *3*, *4* usf., daß dagegen die durch den Nebeneinschnitt *B* voneinander getrennten Teile der Musculi radiales *2*—*d* sich nicht weiter ausdehnten. Sie näherten sich nicht einmal so weit, daß sie einander wieder erreichten, obgleich doch die Wunde im allgemeinen ausgeheilt und das Skelet wieder einheitlich geworden ist (Textfig. 7). Die Stücke *1'* und *2'* besitzen eben das »kolbenförmige Bildungsorgan« und können infolgedessen in unvermindertem Tempo auswachsen; die proximalen Stücke entbehren desselben und bleiben deshalb im Wachstum zurück. So ist es erklärt, warum in Fig. 1 Taf. VI die Muskelstreifen μ, ν und ξ kleiner als die caudalwärts folgenden Nachbarn geblieben sind, obgleich das Loch an dieser Stelle sofort ausheilte und dadurch Raum genug für ihre Weiterentwicklung geschaffen war. Das Skelet hat

ja auch in der Tat diesen Raum größtenteils ausgenutzt. Zugleich sehen wir hier durch das Experiment bewiesen, daß die aus dem histologischen Aufbau erschlossene Anschauung, welche das Wachstum der Muskeln wesentlich in das »kolbenförmige Bildungsorgan« verlegt, das Richtige getroffen hat.

Diese Feststellungen waren nötig, um zu erkennen, in welchem Stadium die Muskulatur der operierten *Scyllium*-Flosse zur Zeit, als der operative Eingriff erfolgte, sich befunden haben muß. Der Umstand, daß die Entfernung des »kolbenförmigen Bildungsorgans« genügte, um die von dem Eingriff betroffenen Muskelteile so weit in der Entwicklung zurückzuhalten, wie es jetzt noch sichtbar ist, zeigt uns, daß im übrigen die indifferente epitheliale Struktur der betreffenden Muskelanlagen am Operationstermin bereits aufgegeben war und daß die Zellen sich in embryonale Muskelfasern umgewandelt hatten. Denn anfänglich ist die ganze Anlage eines Musculus radialis noch epithelial gebaut und ein »Bildungsorgan“ im ganzen. Das war zur Zeit der Operation nicht mehr der Fall, sondern das indifferente Bildungsmaterial war in der kolbenförmigen Endanschwellung konzentriert und deshalb durch die partielle Zerstörung der betreffenden Muskelanlagen komplett entfernbar geworden. Nun hat schon C. Rabl (1897, S. 200) für *Pristiurus* richtig angegeben: »sowie aber die Muskelknospen sich in Muskeln umzuwandeln beginnen, gliedert sich diese centrale Bindegewebsmasse (nämlich das Mesoderm der Flosse) in ... das Basipterygium und die davon ausgehenden Radien.« Die Umwandlung der Zellen der ersten myogenen Anlagen in jugendliche Muskelfasern scheint ganz allgemein bei Selachiern (rein bildlich gesprochen) das Signal zu sein, daß jetzt der Termin für das Auftauchen der Radien des Skelets gekommen ist. Ich fand stets bei *Spinax*-, *Pristiurus*-, *Scyllium*- und *Torpedo*-Embryonen, von welchen ich entsprechende Serien besitze, auch Radien gebildet, wenn Muskelfasern in den Musculi radiales sichtbar waren.

So ist der Kreis unsrer Betrachtungen geschlossen und der Nachweis möglich gewesen, daß die Elektrolyse in unserm Fall einwirkte, gerade während die ersten Radien (etwa ι, $\varkappa$, λ) angelegt wurden. Daß höchstens die ersten Radien und nicht mehr gebildet sein konnten, ist daran zu erkennen, daß Radien an Stelle der beim operierten Objekt vorhandenen Skeletplatte *P* nicht vorhanden sind.

Die genaue Lagebeziehung der im caudalen Lappen gebildeten Skeletstäbe zu den Muskelstreifen festzustellen ist deshalb schwierig,

weil die ventralen Muskelanlagen an der betreffenden Stelle teilweise fehlen. Da, wo sie vorhanden sind, ergibt sich, daß ein Radius zwischen den beiden korrespondierenden Musculi radiales ϱ, einer zwischen den beiden mit π, einer zwischen den mit o bezeichneten Muskelstreifen liegt (teilweise aus Textfig. 9 ersichtlich). Daraus folgt aber, daß die vier cranialwärts folgenden Radien den Musculi radiales λ—ξ entsprechen, und in der Tat korrespondieren sie in der Lage den dorsalen mit diesen Buchstaben belegten Radialmuskeln. Es fehlen also die Radien ι und $\varkappa$, welche in der normalen Flosse die cranialsten Skeletstäbe des primären Basale sind (Fig. 4 Taf. VI). Sie oder das Anlagematerial für dieselben sind jedenfalls ein Opfer der elektrolytischen Einwirkung geworden. Entweder war also bei der Operation mindestens λ schon gebildet, oder diese Anlage ist auch imstande, sich ohne äußeren Impuls seitens andrer Radien zu entwickeln. Wie dies mit den folgenden Radien μ, ν, ξ usw. der Fall ist, kann nur aus der Ähnlichkeit ihrer successiven Entwicklung mit derjenigen der Radien der sekundären Basalia und nach dem Resultat, welches experimentell bei letzteren gewonnen wurde, vermutet werden. Ob ferner der Succession der Radien an dieser Stelle eine innere Abhängigkeit der neu sich bildenden Radien von den bereits gebildeten inne wohnt, wird sich erst durch entsprechende experimentelle Eingriffe entscheiden lassen. Mir fehlte es in dem vergangenen Winter leider an entsprechendem Material und an Zeit, um meine Versuche nach dieser Richtung hin zu vervollständigen.

Da es nicht ganz sicher ist, daß speziell die Skeletstäbe μ, ν und ξ am Operationstag noch nicht gebildet waren, so beweist das Experiment für diese Stelle nicht direkt, daß sie unabhängig von den ventralen Muskelstreifen gleicher Bezeichnung entstanden. Wir sahen, daß die Radienbildung zur Zeit der Operation höchstens in ihr erstes Stadium eingetreten war, und daß infolgedessen kaum Skeletverdichtungen in größerer Entfernung von den zuerst am cranialen Rand des Metapterygium entstehenden Radien gebildet sein konnten. Es ist deshalb in höchstem Maße unwahrscheinlich, daß die vom erst entstehenden Radius am weitesten entfernt liegenden Stäbe aus dieser Gruppe z. B. ξ und ν zur Zeit der Operation bereits existierten. Da nun die ventrale Muskulatur, welche ihnen korrespondiert, an der in Betracht kommenden Partie bei der Operation vernichtet wurde, so war, als sie auftauchten, keine solche vorhanden. So läßt sich an diesem Objekt mit höchster Wahrscheinlich-

keit der Nachweis führen, daß auch für die Radien des Metapterygium die Skeletbildung im hohen Grad unabhängig ist von der Muskulatur. Zum mindesten ist es nicht richtig, daß »Streck- und Beugeknospen« dazu gehören, das Skelet »aufzubauen«, es wären die Streckmuskeln allein genügend, diesen Effekt zu erzielen. Viel wahrscheinlicher ist es aber wohl, das, was für die Radien des Meso- und Propterygium experimentell sichergestellt wurde, für die Radien generell anzunehmen. Deshalb werden auch die »Streckknospen« des caudalen Lappens unsres Objekts nicht die Bauleute gewesen sein, welche einst die jetzt vorhandenen Skeletstäbe »aufbauten«, wenn sie auch zu jener Zeit auf dem Bauplatz längst vorhanden waren und nicht wie andre müßige oder wenigstens unbeteiligte Zuschauer (die bei der Operation zerstörten »Beugeknospen«) mit Gewalt davon entfernt wurden.

5. Verwertung der Ergebnisse für allgemeinere Fragen mit besonderer Berücksichtigung phylogenetischer Probleme.

a. Zusammenstellung der Resultate experimenteller Eingriffe an Scylliidenflossen.

Die Untersuchung der Flossen, welche nach dem früher entwickelten Plan (S. 44) experimentellen Eingriffen unterworfen wurden, hat folgendes ergeben:

1) Die Skeletstäbe (*a*, *b*, *c*, *d* Taf. V Fig. 4 und ϑ, η, ζ, ε Taf. VI Fig. 4), welche zu den sekundären Basalia (Meso- und Propterygium) gehören, sind nicht aus sich heraus und durch den normalen Zusammenhang mit dem Basipterygium imstande, in dem allgemeinen Blastem different zu werden, in welchem die Radien bei Scylliiden allgemein als Verdichtungscentren des skeletogenen Materials auftauchen. Es ist vielmehr ein Anstoß seitens des Metapterygium (primäres Basale) und zwar seitens der zuerst gebildeten (cranialsten) Radien desselben unumgänglich nötig, um Bildungscentren für Radien des Meso- und Propterygium zu erzeugen. Wird dieser Impuls, über dessen Natur keine Aufschlüsse gewonnen wurden, künstlich ausgeschaltet, so differenziert sich wohl aus dem anfänglich indifferenten Mesoderm Vorknorpel an der Stelle, wo die Radien zu erwarten sind, heraus. Aber es unterbleibt eine Gliederung dieser Platte in einzelne, mit dem Basipterygium zusammenhängende Stäbe

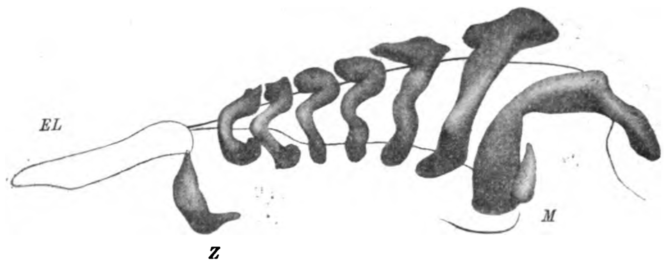
(*P*, Fig. 3 *a* Taf. VI), wie es in der normalen Entwicklung der Fall sein würde. Wenn anderseits die Bildungsstätte für die genannten Radien aus dem Zusammenhang mit dem Basipterygium künstlich gelöst wird, bevor die Skeletcentren aufgetaucht sind, und dabei die topische Beziehung zu den Radien des Metapterygium unversehrt blieb, so entstehen die Radien wie in der Norm (*a*, *b*, *c* Fig. 3 Taf. V). Natürlich fehlt ihnen der sonst übliche Zusammenhang mit dem Basipterygium. Es ist folglich das Material für die Bildung der Radien des Meso- und Propterygium in loco vorhanden. Der Anstoß für die Verdichtung des Blastems zu Skeletcentren als dem Initialstadium der Radienbildung muß jedoch vom Metapterygium und zwar von den cranial gelegenen Radien seines Basale ausgehen.

2) Die unter Nr. 1 aufgeführten Skeletstäbe bilden sich unabhängig von der Flossenmuskulatur. Denn bei künstlicher Ausschaltung der Muskelanlagen von Anbeginn der Entstehung der Radien an bilden sich trotzdem die betreffenden Skeleteentren (*a*, *b*, *c* Textfig. 7, S. 60). Anderseits entstehen sie nicht, selbst wenn die normale topische Beziehung der Muskelstreifen zu dem skeletogenen Blastem bis über den Zeitpunkt hinaus erhalten bleibt, in welchem sie normaliter auftauchen, aber der unter Nr. 1 geschilderte Impuls seitens andrer Skeletteile fehlt (Textfig. 9, S. 73). Die Muskulatur ist bei den Radien des Meso- und Propterygium nicht nur nicht erforderlich, sondern auch nicht imstande, von sich aus Verdichtungscentren und aus ihnen hervorgehende Skeletstäbe hervorzurufen. Da höchst wahrscheinlich auch Radien des Metapterygium nach künstlicher Entfernung der zugehörigen Stücke ventraler Muskelanlagen sich normal gebildet haben (ξ, ν Textfig. 9, S. 73), so ist wohl die Unabhängigkeit der Skeletogenese von der Myogenese in der Selachierflosse eine generelle.

Die hier kurz zusammengefaßten Ergebnisse, deren nähere Begründung im vorhergehenden Kapitel mitgeteilt ist, sind gewonnen an Scylliidenembryonen, und zwar wurde bei der Ableitung das bei *Scyllium canicula* und *Pristiurus melanostomus* erzielte Ergebnis so in Beziehung gebracht, wie wenn es sich um dasselbe Objekt handle. In der Tat ist die Entwicklung der Brustflossen dieser beiden nahe

verwandten Species für alle hier in Betracht gezogenen Momente identisch, wie aus der normalen Entwicklung derselben bekannt war oder noch besonders in den Vorarbeiten zu dieser Untersuchung festgestellt wurde. Die Extremitätenentwicklung andrer Selachier ist

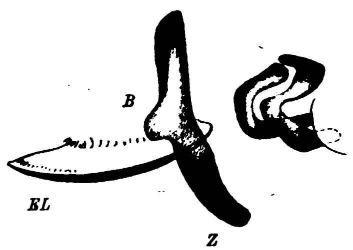
Fig. 12.



Visceralbogen, Schultergürtel (*Z*) und Extremitätenleiste (*EL*) eines *Spinax*-Embryos, jüngstes Stadium (aus Braus, 1904 A). *M* Maul.

zwar schon in höherem Grade verschieden, besonders in der Art, wie die Radien aus dem Basipterygium hervorsprossen; die Succession in der Bildung der Radien und die topischen Beziehungen zu der Muskulatur sind aber so allgemein verbreitet in der Entwicklung der Haie, daß die beiden oben aufgeführten Resultate der Experimente an Scylliiden höchst wahrscheinlich für alle Selachier gelten. Ich glaube deshalb hier den engen Rahmen des Entwicklungsganges einer speziellen Haiform verlassen zu dürfen, um die Frage aufzuwerfen, was die erzielten Ergebnisse über die Embryonalentwicklung primitiver Extremitätenformen überhaupt (Ontogenie) aussagen und ob sie uns Aufschlüsse über die historische Vorgeschichte derselben (Phylogenie) geben.

Fig. 13.



Hinterste Visceralbogen, Schultergürtel mit Basipterygium (*B*) und Extremitätenlappen eines *Spinax*-Embryos. Etwas älteres Stadium (aus Braus, 1904 A).

b. Übersicht über die normale Entwicklungsgeschichte der Brustflosse von Haiembryonen.

Die Skeletentwicklung der vorderen Haifischextremität beginnt bei Embryonen mit der Anlage des Schultergürtels (Fig. 12 *Z*). Von diesem wächst ein Fortsatz in die Brustflossenleiste hinein: die

Anlage des Basipterygium (Fig. 13 *B*). Es bildet sich hier zuerst derjenige Teil des Basipterygium, welcher später als primäres Basale (B. metapterygii) für sich verknorpelt und beim ausgewachsenen Tier eine selbständige Knorpelplatte vorstellt. Ist einmal das Basipterygium entstanden, so tauchen bald die Radien auf und zwar anfänglich die zum primären Basale gehörigen (Fig. 15 *a*, *b*, *c*). Die nächste Stufe ist die, daß sich das Basipterygium auch cranialwärts ausdehnt (über die Linie *G* hinaus, Textfig. 15 *d*) und die Stelle einnimmt, an welcher die sekundären Basalia (B. meso- und propterygii) als separate Knorpelcentren auftauchen und zu Platten

Fig. 14.

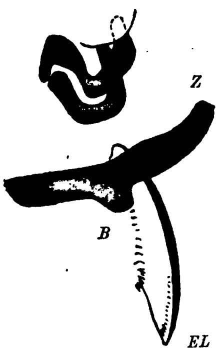


Fig. 15.

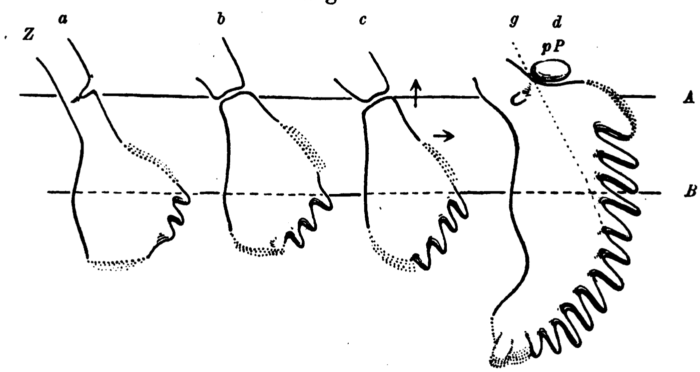


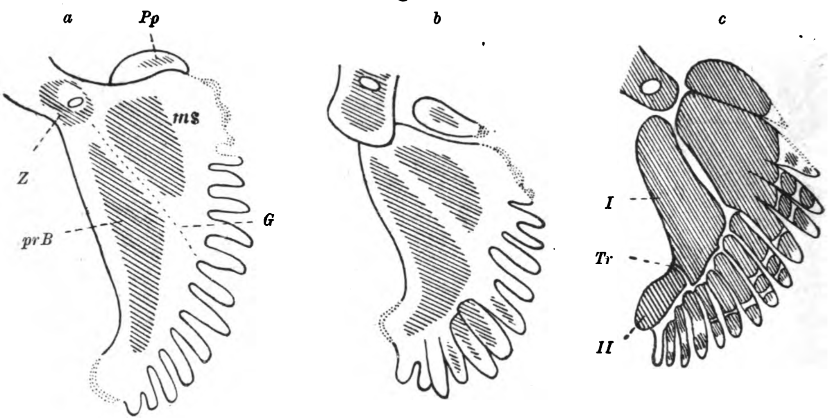
Fig. 14. Dasselbe Bild wie Fig. 13, um 90° gedreht.

Fig. 15. Das Skelet der Brustflosse in etwas älteren Stadien (*a—d*) von *Spinax*. Dasselbe entspricht dem Basipterygium (*B*, Fig. 14) und dem angrenzenden Stück des Schultergürtels (*Z*), ist jedoch gegenüber der Fig. 14 ein wenig nach rechts gedreht, so daß der Extremitätenlappen *EL* in die Ebene des Papiers fallen würde; infolgedessen ist das Skelet in demselben, welches allein dargestellt ist, genau von der Fläche gesehen. Das Loch im Schultergürtel steht in allen vier Stadien auf der Geraden *A*. Die Linie *B* gibt die Lage des cranialsten der drei zuerst sichtbaren Radien an. (Nach E. Ruge, 02.)

ähnlich dem primären Basale werden. Auch diese Partie des anfänglich noch einheitlichen Basipterygium entsendet Radien. In diesem Stadium besteht dann das Skelet aus einem an der Basis der freien Flossen liegenden Stab und von diesem ausgehenden parallelen Fortsätzen ähnlich einem Kamme (Textfig. 15 *d*). Die Fortsätze bilden sich aber in immer wachsender Menge bis zur definitiven Zahl in der Weise, daß von der Stelle aus, wo die ersten entstanden, also etwa über der Mitte des Basipterygium, craniocaudalwärts Radien gebildet werden, welche den Besatz des definitiven primären Basale (B. metapterygii) liefern, während caudocranialwärts von dieser Stelle aus Radien successive auftauchen,

welche im definitiven Zustand den sekundären Basalia (B. meso- und propterygii) aufsitzen (vgl. Fig. 15 *d* mit 15 *a*, *b*, *c*). Auch in den Radien treten separate Knorpelcentren auf (Textfig. 16) und zwar zuerst wieder in denjenigen, welche zum primären Basale gehören und welche im vorknorpligen Stadium zuerst sichtbar wurden, dann successive in den später entstandenen. Die Radien bilden sich nicht nur an der lateralen Seite des Basipterygium, sondern auch an dessen medialem Rande. Hier bleibt aber die Bildung auf die caudale Spitze des späteren primären Basale beschränkt und variiert bei den einzelnen Species sehr. Da bei *Centrophorus*-Embryonen

Fig. 16.



Verknorpelung des Brustflossenskelets bei *Spinax*-Embryonen in drei aufeinander folgenden Stadien (*a*, *b*, *c*). *prB* primäres Basale (Ba. metapterygii), *Tr* Trennungslinie desselben in die Querglieder *I* und *II*, *ms* Basale mesopterygii, *Pp* Bas. propterygii. Sonst wie bei den vorhergehenden Figuren. (Nach E. Ruge, 02.)

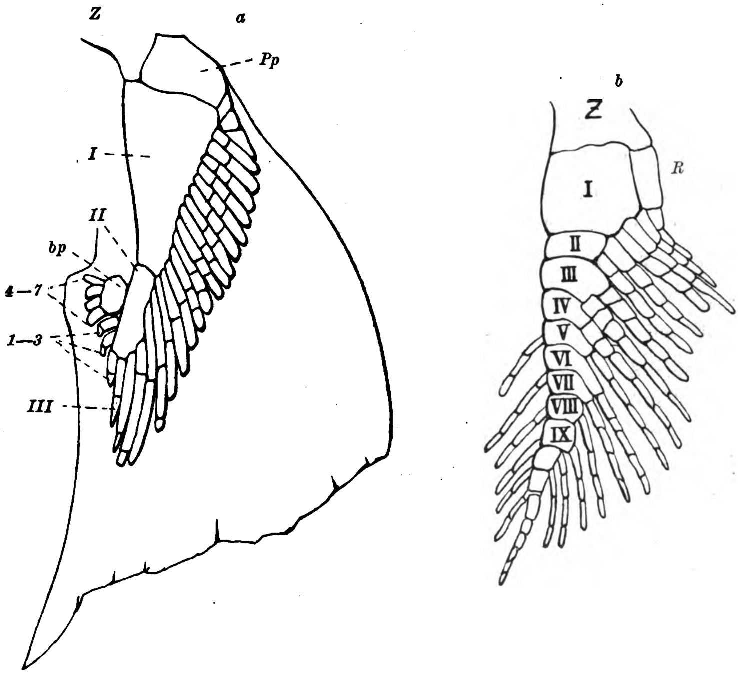
sieben mediale Radien vorhanden sind (Textfig. 17 *a*), so ist hier der Radienbesatz des primären Basale deutlich biserial.

Nachdem die Verknorpelung vollzogen ist, setzt sich das anfänglich, als Basipterygium, völlig einheitliche Skelet aus einer großen Zahl separater Knorpel zusammen: dem Schultergürtel, den Basalia und Radien. Die letzteren sind aus einzelnen Quergliedern gebildet, die sich zu schlanken Stäben aneinander reihen. Man bezeichnet dann das primäre Basale mit seinem biserialen Radienbesatz, dessen mediale Reihe aber immer gegenüber der lateralen stark zurücksteht oder oft scheinbar ganz verschwunden ist, dagegen bei gewissen fossilen Selachiern (Xenacanthinen) deutlich hervortritt (Textfig. 17 *b*), als Metapterygium, die beiden sekundären Basalia mit ihrem Radienbesatz als Meso- und Propterygium.

Dieser Überblick über die ontogenetische Entwicklung diene als Orientierung für das hier folgende. Wegen der näheren Begründung und Literaturangabe verweise ich auf das Kapitel V des III. Bandes von HERTWIGS Handbuch (BRAUS, 1904 B).

Die Entwicklung der Muskulatur ist in den Grundzügen bereits

Fig. 17.



a Brustflossenskelet von einem ausgewachsenen *Centrophorus*-Embryo (nach BRAUS, 1904 B), *b* von einem fossilen Xenacanthiden (nach FRITSCH). Die einzelnen Glieder des primären Basale mit *I*, *II*, *III* usw. bezeichnet, *bp* ein von postaxialen Radien gebildetes kleines Basale postaxiale, *R* ein einzelner mit dem Schultergürtel artikulierender Radius.

auf S. 44 besprochen. Die Entwicklung der Flossenleisten und der ganzen äußeren Form der Flossenlappen kommt für diese Besprechungen nicht in Betracht.

c. Abhängige Differenzierung und Selbstdifferenzierung der Bildungsbestandteile der Flosse.

Es ist für einen allerdings nur ganz kleinen Teil des im vorhergehenden Abschnitt besprochenen Entwicklungsprozesses gelungen, experimentell festzustellen, daß die Reihenfolge, in welcher die Phasen

desselben aufeinander folgen, keine gleichgültige und etwa veränderliche ist, sondern daß die vorhergehende Stufe die folgende auslösen muß, damit überhaupt eine normale Entwicklung eintreten kann. Es ist dies, wie aus Nr. 1 der Zusammenstellung der Ergebnisse (S. 86) zu entnehmen ist, bei den Radien des Meso- und Propterygium nachgewiesen worden, welche in der normalen Entwicklung erst auftauchen, nachdem ihre nächsten Nachbarn unter den Radien des Metapterygium bereits gebildet waren. Die Bezeichnung: primäres Basale und sekundäre Basalia besitzt also — dies ist wenigstens für die Radien bewiesen — einen ganz besonderen Inhalt, nämlich den, daß die letzteren von den ersteren causal bedingt sind. Es wird Aufgabe weiterer Forschungen sein, zu ergründen, ob alle Stufen des oben geschilderten Differenzierungsprozesses der Skeletabschnitte in dieser Weise causal voneinander abhängig sind und wodurch der erste Anstoß zur Bildung des Schultergürtels ausgelöst wird. Die experimentelle Methode scheint mir Erfolg in dieser Richtung zu versprechen.

Vorläufig können wir uns nur für die Radien eine präzise Vorstellung über die Wirkungsweise des Einflusses machen, welcher von primär gebildeten Skeletteilen auf sekundär entstehende ausgeübt wird. Derselbe besteht, wie sich ebenfalls aus den unter Nr. 1, S. 86 zusammengefaßten Resultaten der experimentellen Untersuchung ergibt, darin, daß bereits vorher in loco vorhandene Skeletoblasten die Weisung bekommen, an bestimmten Stellen Verdichtungsherde zu bilden, welche von vornherein an den im Basipterygium vorhandenen Verdichtungsherd angeschlossen sind und immer weiter lateralwärts an Länge zunehmen. Indem zwischen den so entstehenden, in continuo mit dem Basipterygium sich anlegenden Vorknorpelstäben eine Aufhellung des skeletogenen Materials bis zum völligen Schwund desselben auftritt, wird allmählich der mit parallelen Zinken versehene Kamm manifest, welchen junge Flossen als Skeletanlage in sich schließen. Die Konzentration sammelt also wahrscheinlich alle Skeletoblasten eines gewissen Bezirks zu einem Radius, welcher als Verdichtungsherd dieses Rayons auftaucht und dann durch Vermehrung der Zellen weiter wächst. Dabei liegen in den helleren Stellen zwischen den Radienanlagen Gefäße, die entweder an der Aufhellung aktiv beteiligt sind oder ihre Lage nach den Orten, wo diese stattfindet, einrichten. Die Ordre zur Konzentrierung in bestimmte Centren geht nicht von Teilen innerhalb des Materials aus, welches zur Skeletbildung fähig ist, sondern kommt von außer-

halb, wie wir sahen, von Radien des Metapterygium her. Bleibt diese Beeinflussung aus, so bildet sich wohl das skeletogene Material zu einer Platte weiter, welche an Umfang und histologischer Zusammensetzung dem zu erwartenden Radienkomplex entspricht, aber die Verdichtung zu Centren und die Gliederung in Skeletstäbe findet nicht statt.

Es ist dabei nicht bekannt, woher die Skeletoblasten in letzter Linie stammen. Ursprünglich müssen die betreffenden Zellen oder deren Vorfahren aus dem Rumpf in die Extremitätenleiste eingewandert sein. Wir wissen nicht bestimmt, ob sie zu dieser Zeit noch indifferent sind oder ob sie bereits eine bestimmte prospektive Bedeutung haben, d. h. ob beispielsweise die Vernichtung eines bestimmten Teils der einwandernden Zellen bereits gewisse Komplexe des späteren Skelets zerstören würde, oder ob sie nur ganz allgemein eine quantitative Einbuße an Bildungsmaterial zur Folge hätte. Im letzteren Fall würde die Bestimmung darüber, welche Mesodermzellen zu Skeletoblasten werden, erst innerhalb des Flossenlappens getroffen. Dann könnten die Zellen, welche sich in loco zur Bildung von Radien zusammendrängen, von Anfang an an diesem Ort gelegen sein und nur die allgemeine Wachstumsverschiebung mitzumachen haben, welche zur Vergrößerung des Flossenlappens nötig ist, sowie die Annäherungsbewegungen beim Entstehen der Verdichtungscentren. Wenn dagegen schon innerhalb des Rumpfes darüber entschieden wird, welche Zellen Bildner für das Skelet der freien Flossen sein sollen, so bezeichnet unsre Feststellung, daß »bereits vorher in loco vorhandene Skeletoblasten« zu den Verdichtungscentren der Radien zusammenschießen, nichts andres als die stationäre Phase in einer Folge von Bewegungsprozessen, welche im Detail noch zu erforschen wären.

Auch über die Art, Verbreitungsweise und Zeitdauer des Einflusses, welcher vom Metapterygium ausgeht, um die Radienbildung im Territorium der sekundären Basalia zu ermöglichen, geben die Experimente bisher keinen Aufschluß. Es ist hier noch alles zu tun, aber vieles gewiß der experimentellen Prüfung zugänglich. Ich möchte deshalb nur auf den Gegensatz hinweisen, welcher zu den Prozessen bei der Linsenbildung besteht; denn bei ihr ist die Abhängigkeit von der Entstehung des primären Augenbechers wohl unter den bisher bekannt gewordenen Fällen von Korrelation und formativen Reizwirkungen in der Entwicklung der ganzen Sachlage nach am übersichtlichsten und auch in den vorliegenden

Untersuchungen am klarsten durchgearbeitet[1]. Das Ectoderm ist bei denjenigen Amphibien, welche bisher auf diese Dinge hin untersucht wurden, allgemein fähig, eine Linse aufzubauen. Wenigstens vermag der Kontakt des Augenbechers mit Stellen des Ectoderms, welche gewöhnlich keine Linse bilden und weitab von der normalen Bildungsstätte liegen, wie namentlich bei den Transplantationen von Lewis zu sehen ist, genau denselben Prozeß der Linsenentstehung zu aktivieren, wie wenn alles an der normalen Stelle unter normalen Bedingungen verliefe. Dabei gibt höchstwahrscheinlich, wie Spemann an Versuchsresultaten von Schaper nachgewiesen hat, der Augenbecher »gewissermaßen die Linse bei der Epidermis in Arbeit«, d. h. es ist nur ein Anstoß seitens des Augenbechers für das Ectoderm erforderlich. Ist dieser erfolgt, so geht die Linsenbildung von selbst weiter. Sie bedarf nicht der weiteren Beeinflussung durch den Augenbecher, so daß »also die als abhängige Differenzierung eingeleiteten Prozesse zum Teil wenigstens als Selbstdifferenzierung weiter laufen« (Spemann, 1905, S. 427). Über die Art dieses Einflusses, ob derselbe chemischer oder irgendwelcher andrer Natur sei, ist noch nichts ermittelt.

In unserm Fall wissen wir nicht nur nicht, welcher Art der auslösende Einfluß ist, sondern es ist auch unbekannt, ob derselbe wie bei der Linsenbildung an der normalen Stelle bloß einen Impuls darstellt, der die weitere Gestaltung in Gang setzt, ohne daß diese nun an die andauernde Wirkung der gleichen formativen Reize von außen her gebunden wäre. Es könnte sein, daß die Radienbildung dauernder Einwirkungen bedarf, um successive fortzuschreiten. Denkt man sich nun das ganze Ectoderm einer Amphibienlarve, soweit es die Potenz, eine Linse aufzubauen, besitzt, zu einer Platte ausgebreitet ähnlich derjenigen, in welcher die Skeletstäbe der Selachierflosse auftauchen, so könnte ein idealer Experimentator wohl in regelmäßigen Abständen Linsen in der Ectodermplatte hervorrufen, indem er transplantierte Augenbecher mit den betreffenden Stellen in Kontakt brächte. Es wäre dabei genau übersehbar, von welchen Stellen aus die formativen Reize von außen auf die Platte wirken. Unser Fall ist dagegen darin ganz anders. Hier

---

[1] Ich verweise auf die Arbeiten von H. Spemann (1901—1905) und W. H. Lewis (1903, 1904). Dort findet man die übrige Literatur über diese Frage angegeben und besprochen. Die neuere Arbeit von H. King (1905) bringt keinen Einwand, welcher die hier besprochenen Funde dieser Forscher und deren Konsequenzen erschüttern könnte.

schreitet das Mittel, welches den Radienbildungsprozeß aktiviert, innerhalb der Platte nach Art einer Wellenbewegung vorwärts. Spricht man z. B. bei der Linsenbildung in ganz vager Weise von Vorgängen ähnlich chemischen Reaktionen (LEWIS) zwischen Träger und Objekt der formativen Reizwirkung, so könnte man sich in unserm Fall den Vorgang in physikalischer Weise vorstellen und an CHLADNYsche Klangfiguren oder dgl. denken, bei denen die Knotenpunkte von Wellenbewegungen zur Ansammlung anfänglich gleichmäßig verteilten Materials dienen. Ich bin weit entfernt zu glauben, daß tatsächlich so grob physikalische Vorgänge hier vorliegen, und bin mir dessen völlig bewußt, daß zur Zeit gar nichts über die Art und Fortleitung des entwicklungsphysiologischen Einflusses zu sagen ist, unter welchem die Radienbildung in Wirklichkeit steht. Aber soviel ist doch sicher, daß dieselbe ganz andrer Natur sein muß als bei der Linsenbildung des Auges.

Ähnliche Abhängigkeiten innerhalb der Reihe von segmental sich anlegenden Organteilen oder Organkomplexen sind meines Wissens noch nicht gefunden worden, wohl weil bisher wenig auf diesen Punkt geachtet wurde. Bei der Gliederung des Mesoderms sehen wir einen Prozeß sich abspielen, bei welchem einer ungegliederten Masse, den Coelomlamellen, successive entstehende Dorsalfortsätze, die Ursegmente, anhängen. Es sind bereits von R. G. HARRISON (1904) und mir selbst (1905) Zerstörungen der zuerst entstehenden Ursegmente an Amphibienlarven vorgenommen worden. Bei denselben bildeten sich Ursegmente in den sich normal weiter entwickelnden Teilen des Körpers, welche zur Zeit der Operation noch nicht vorhanden waren. Am deutlichsten ist dies am Schwanz dieser Larven, welcher zahlreiche Ursegmente besitzt, während zur Zeit des Eingriffes nur die Schwanzknospe, also die gänzlich undifferenzierte Anlage des Schwanzes, gebildet war. Bei diesen Experimenten war aber die Entfernung der Ursegmente keine radikale, da der Zweck des Eingriffes der war, eine möglichst ausgiebige Zerstörung des Rückenmarks an der betreffenden Stelle zu erzielen und dabei die im Wege stehenden dorsalen Teile der Ursegmente mit zerstört wurden. Die ventraleren Teile blieben erhalten und von ihnen aus trat alsbald eine Regeneration ein, so daß die Muskulatur einen Mantel bildet, welcher die Chorda auch dorsal umhüllt. Es kann also aus den bisher publizierten Experimenten bezüglich unsrer Frage kein bestimmter Schluß gezogen werden. Sollten die Ursegmente in ähnlicher Weise voneinander abhängig sein wie die Radien des

Basipterygium untereinander, so ginge aus den hier angezogenen Versuchen hervor, daß Teile der Segmente genügen, um den notwendigen Anstoß für die Neubildung andrer zu geben, ähnlich wie Lewis fand, daß Teile des Augenbechers die Linsenbildung in Gang setzen können. Es ist aber ebenso gut möglich, daß die Ursegmente untereinander in der Entwicklung völlig unabhängig sind. Hier und in andern Fällen gegliederter Anlagen sind weitere Experimente abzuwarten.

Ganz anders als bei dem Verhältnis der Radien untereinander stellen sich uns die entwicklungsphysiologischen Beziehungen zwischen Radien- und Muskelanlagen der Extremitäten dar. Zwischen diesen beiden besteht zwar eine bestimmte zeitliche Folge und topische Beziehung in der normalen Entwicklung, da die Skeletstäbe immer erst auftauchen, wenn sich die metameren (haploneuren) Muskelknospen in die Flossenleisten eingesenkt, innerhalb derselben in die dorsalen und ventralen Sekundärknospen geteilt und sich durch Anastomosen zu den dysmetameren (polyneuren) Musculi radiales umgeformt haben. Dabei liegt zwischen je einem dorsalen und ventralen Musculus radialis ein Verdichtungscentrum, aus welchem der betreffende Radius hervorwächst, so daß er von Anfang an zwischen den Muskelanlagen liegt. Es ist allerdings keineswegs überall Identität der Richtung der Musculi radiales und derjenigen der Vorknorpel- und Knorpelradien vorhanden, wie ich an *Spinax niger* nachgewiesen habe (1899, 1904 A) und wie auch aus manchen Stellen der Rekonstruktionen in Textfig. 8 und 10 dieser Arbeit zu entnehmen ist; ja es kommt vor, daß anfänglich in der normalen Entwicklung keine genaue Übereinstimmung der Lage der Radien zu derjenigen der Muskeln besteht und daß diese allmählich erst in der Entwicklung durch Adaptation der Teile aneinander erzielt wird, wie gerade bei der Beckenflosse von Spinax deutlich zu sehen ist. Jedenfalls sind aber in solchen Fällen die ausgebildeten Muskelfascikel an die Skeletstäbe topographisch und funktionell gebunden und bei der fertigen Brustflosse sind gerade die Radien des Meso- und Propterygium am reinsten der Lage und Funktion nach den Muskeln angepaßt (Braus, 1900, S. 183), während dies bei den Radien des Metapterygium viel weniger der Fall ist.

Gerade die Radienanlagen des Meso- und Propterygium sind es aber, welche nach Nr. 2 der auf S. 87 zusammengestellten Ergebnisse der Experimente ganz sicher völlig unabhängig von den mit ihnen korrespondierenden Muskelanlagen gebildet werden. Es ist

das einer jener häufigen Fälle von Selbstdifferenzierung (Roux), welche allgemein darin besteht, daß ausgesprochene Abhängigkeiten des späteren, vor allem des ausgebildeten Zustandes, anfänglich in der Entwicklung nicht vorhanden sind. Ich erinnere z. B. an die von Roux selbst besonders studierten Fälle von »funktioneller Struktur«, die darin bestehen, daß Formationen der Stützgewebe (Knochenstrukturen, Bindegewebszüge der Delphinflosse usw.) eine der »Funktion hochgradig, bis ins feinste hinein angepaßte Struktur« besitzen und doch entwicklungsgeschichtlich nicht etwa »durch die Funktion selber hervorgebracht« werden, sondern, wie das treffende Wort von Roux sagt, durch »Selbstdifferenzierung« entstehen. Daß damit nur Unabhängigkeit der specifischen Struktur von außerhalb derselben liegenden, speziell von später mit ihr in innige Beziehung tretenden Faktoren gemeint sein kann, ist dabei besonders zu betonen. Eines der instruktivsten Beispiele ist das bekannte Experiment von Driesch, welcher zeigte, daß die Mundeinstülpung bei Echinidenlarven auch dann entsteht, wenn der zugehörige Teil des Darmes an der betreffenden Stelle nicht vorhanden ist.

d. Bedeutung der Ergebnisse für die Phylogenie der Extremitäten.

Es ist eine Forderung, welche sich aus der Betrachtung embryologischer Entwicklungsprozesse von selbst ergibt, daß für phylogenetische Schlußfolgerungen eine gewisse Auswahl getroffen werden muß zwischen solchen Momenten der individuellen Entwicklung, welche wesentlich (essentiell) und solchen, welche unwesentlich (accidentell) für dieselben sind. Denn es ist de facto, wenn auch nicht im Prinzip, allgemein als unmöglich anerkannt, daß der Entwicklungsproseß eines bestimmten Tieres die unveränderte, wenn auch zeitlich ungemein viel schneller ablaufende Repetition des historischen Werdens dieses Organismus repräsentiere. Der Widersinn einer solchen Annahme ergibt sich auch ohne weiteres aus der individuellen Entstehungsgeschichte der Selachierextremität. Denn die Muskelknospen, welche anfänglich in dieselbe einwachsen, bilden in vielen Fällen zunächst platte Scheiben, welche einander ihre Flächen zukehren, und dann durch einen Umformungsprozeß, welcher mit der Bildung ventraler und dorsaler Sekundärknospen endet, zunächst zu allseitig in sich geschlossenen Ringen ausgehöhlt werden. Würde man sich die Etappen dieses Prozesses als Repetitionen von historisch vorhanden gewesenen, also auch einst in Funktion befind-

lichen Urextremitäten vorstellen, so müßte man annehmen, daß eine gewisse Sorte solcher Urformen eine Muskulatur besessen hätte, in welcher die Vorfahren der jetzigen Streck- und Beugemuskeln zu Ringen vereinigt waren. Eine solche Anordnung, d. h. die Vereinigung zweier Antagonisten je mit ihren Ursprüngen und Insertionen zu einem allseitig geschlossenen kontraktilen Ringe, ist aber für die Bewegung einer Platte, in welcher viele dieser Ringe eingeschlossen sind, ungeeignet und bei Ermangelung eines Einschlusses in der Höhlung des Ringes, auf welchen eine Kontraktion wirken könnte, überhaupt sinnlos. Es ist denn auch von keinem Forscher behauptet worden, daß diese Erscheinungen des individuellen Lebens der Embryonen, die gewiß innerhalb desselben eine bestimmte und auch bedeutungsvolle Rolle zu spielen haben, für phylogenetische Fragen von Bedeutung seien. Es ist dies ein typischer Fall, in welchem eine ontogenetische Tatsache als unwesentlich (accidentell) für das historische Problem beiseite geschoben wird.

Zu den essentiellen Bestandteilen der Ontogenie werden in den meisten Fällen von den Phylogenetikern die zeitlichen Folgen gerechnet, welche die einzelnen Phasen eines bestimmten Prozesses im normalen Entwicklungsgeschehen einhalten. Namentlich der zuerst auftretenden Phase wird eine besondere Bedeutung beigelegt. Ich erinnere z. B. an die Frage nach dem historischen Ursprung der Rippen. Dieselbe wird vielfach danach beurteilt, ob das skeletogene Material bei Embryonen zuerst entfernt von Teilen der Wirbelsäule sichtbar wird und sich erst nachträglich mit denselben verbindet, oder ob es anfänglich mit dem Wirbelsäulenmaterial verbunden erscheint. Jedenfalls lassen sich die Differenzen zwischen den phylogenetischen Schlüssen, welche hier an das ontogenetische Geschehen anknüpfen, auf das zeitliche Geschehen zurückführen. Es läßt sich aber bei einem ähnlichen Fall ontogenetischen Geschehens an unserm Objekt zeigen, wie sehr ein derartiger Entwicklungsgang sich modifizieren läßt, ohne daß das Endresultat tangiert wird. Bei vielen Selachierflossen wachsen die Radien als Auswüchse des Basipterygium aus diesem heraus, ähnlich wie die Rippen aus dem Achsenskelet. Experimentell ließ sich dies so abändern (Taf. V Fig. 3), daß eine Reihe von Radien getrennt vom Basipterygium entstehen und sekundär mit demselben verschmelzen (S. 69). Es ist also in diesem Falle gleichgültig, ob die erste Phase der Entwicklung das Blastem der Radien in Kontinuität oder Diskontinuität mit dem Basipterygium zeigt. Ähnliches könnte bei

der Rippenentwicklung und andern derartigen Fällen zutreffen. Es ist jedenfalls durchaus unrichtig zu glauben, daß eine Entwicklungsstufe stets die entwicklungsphysiologischen Faktoren für die folgende enthalten müsse. Ebensowenig ist die Stufenfolge, wie sie von der deskriptiven Entwicklungsgeschichte festgestellt wird, ein untrügliches Mittel, Einsicht in die Vorgeschichte der Organismen zu gewinnen.

Bei der Entwicklung des Extremitätenskeletes wurde nun freilich schon längst von vielen Embryologen, welche im übrigen ein solches Prinzip anerkennen, trotzdem von demselben abgewichen. Daß die Radien der Selachierflossen ontogenetisch in einer bestimmten Reihenfolge entstehen, ist zwar erst von E. Ruge (1902) bei Spinax im Detail nachgewiesen worden; daß sie aber nicht alle gleichzeitig da sind, geht schon aus den Abbildungen von Balfour (1881 A, Taf. 58 Fig. 6 und 8) und sicherer noch aus denjenigen von Mollier (1893, Taf. IV Fig. 16 und Taf. XIX Fig. 19) hervor. Mollier beschreibt auch die Zunahme der Radien bei Torpedo mit fortschreitender Entwicklung und gibt eine Erklärung für dieselbe (l. c., S. 34): »Nun findet auch das früher erwähnte Fehlen von 22 Strahlen (scil. in jüngeren Stadien der Entwicklung) seine Erklärung. Dieselben sind zum weitaus größten Teil in den proximalen, einige wenige in dem distalen Abschnitt der kontinuierlichen Skeletanlage verschmolzen enthalten«; »es handelt sich also hier um eine verdeckte (!) Bildung von Strahlen«. Wenn dieselben später sichtbar werden, so ist dies nach Mollier nicht eine Folge davon, daß sie wirklich später entstehen als die übrigen, sondern daß sie nur anfänglich versteckt und deshalb nicht sichtbar zu machen sind.

Die phylogenetische Betrachtung führte also in diesem Fall Mollier dazu, diese Reihenfolge gewisser ontogenetischer Vorgänge als unwesentlich hinzustellen, mit der besondern Begründung, wie diese accidentelle Succession aus der essentiellen Gleichzeitig- und Gleichwertigkeit der Radienanlagen zu erklären sei. Haeckel bezeichnet bekanntlich derartige accidentelle Entwicklungserscheinungen, welche die essentiellen »verdecken«, als Cenogenie (Fälschungsgeschichte), ein Wort, welches Gegenbaur in Cänogenie (Neubildung von Entwicklungsvorgängen gegenüber den phylogenetisch vorhandenen) erweitert hat. Es ist zweifellos, daß Mollier in der successiven Entwicklung der Radien eine bestimmte Form von Cänogenie erblickt.

Dies ist aber die allgemeine Ansicht der meisten Anhänger der Lateralfaltenhypothese. Sie gehen von einem Urzustand aus, in welchem das Skelet der einheitlichen Saumflosse aus zahlreichen

gleichwertigen Knorpelstäben bestand. Aus dem Saum entwickelten sich nach dieser Hypothese die Einzelflossen und aus dem gleichmäßigen Zaun von Skeletstäben entwickelten sich das Brust- und Bauchflossenskelet durch Reduktion der überflüssig gewordenen Teile im Zwischenflossenraum, anderseits aber durch Spezialisierung der Skeletstäbe zu verschiedenartigen Basalia und Gürteln in den definitiven Extremitäten. Die Ontogenie, welche vielfach als eine ganz besonders klare Stütze dieser Hypothese gefeiert wurde, ist aber keineswegs von Anfang an eine Rekapitulation eines solchen hypothetischen Vorganges, da ja anfänglich selbst dort, wo die meisten Skeletstäbe vorkommen (Rochen), eine allmähliche Vermehrung der Radien zu beobachten ist, wie MOLLIER zeigte (s. o.). Dieses Stadium wird also als accidentell beiseite geschoben und erst dem folgenden Stadium essentieller Wert beigelegt, in welchem eine große Zahl gleichartiger Radien besteht. Wenn dieselben in diesem Stadium auch nicht separat angelegt sind und noch andre Abweichungen von dem, was nach der Hypothese zu erwarten wäre, gleichzeitig vorhanden sind, so sind das wiederum Dinge, welche als accidentelle Zutaten aufgefaßt werden, die das essentielle Bild »verdecken«.

Es soll damit nicht gesagt sein, daß dieses Verfahren an sich falsch sei. Ich erinnere vielmehr daran, daß ich es als notwendig bezeichnete, aus dem ontogenetischen Befund das Accidentelle als unwesentlich für phylogenetische Forschungen zu sondern und von dem Essentiellen zu trennen. Unsre Aufgabe soll sein, feste Merkmale im ontogenetischen Geschehen zu finden, welche uns dabei den Pfad weisen.

Denn in dem bisherigen Verfahren offenbart sich die größte Willkür. So nimmt in der neuesten Version der Seitenfaltenhypothese RABL (1901, S. 487) an, daß die Skeletstäbe nicht einen gleichmäßigen Besatz der BALFOURschen Urflosse bildeten, sondern daß dieselben allmählich von vorn her und von hinten her an den Enden der einheitlichen Saumflosse entstanden. Es wäre danach zu erwarten, daß in der Ontogenie die Radien der Brustflosse in der Richtung von vorn nach hinten und die Radien der Beckenflosse in der Richtung von hinten nach vorn entständen. Da aber in Wirklichkeit, wie schon MOLLIER (1893) in dem oben zitierten Satz angab und E. RUGE (1902) im Detail ausführte, gerade die vordersten Radien der Brustflosse in der Richtung von hinten nach vorn (caudocranialwärts) in der Ontogenie der Selachierflossen auftauchen, so ist

damit — ganz abgesehen von den Verhältnissen der Beckenflosse — nicht nur wie bei der oben angeführten Begründung der Lateralfaltenhypothese ein jüngeres Stadium der Ontogenie als accidentell beiseite gelassen und direkt zu einem spätern Stadium gegriffen, sondern es wird dieses letztere gerade auf dem entgegengesetzten Wege entstanden gedacht als dem realiter in der Entwicklung verfolgbaren.

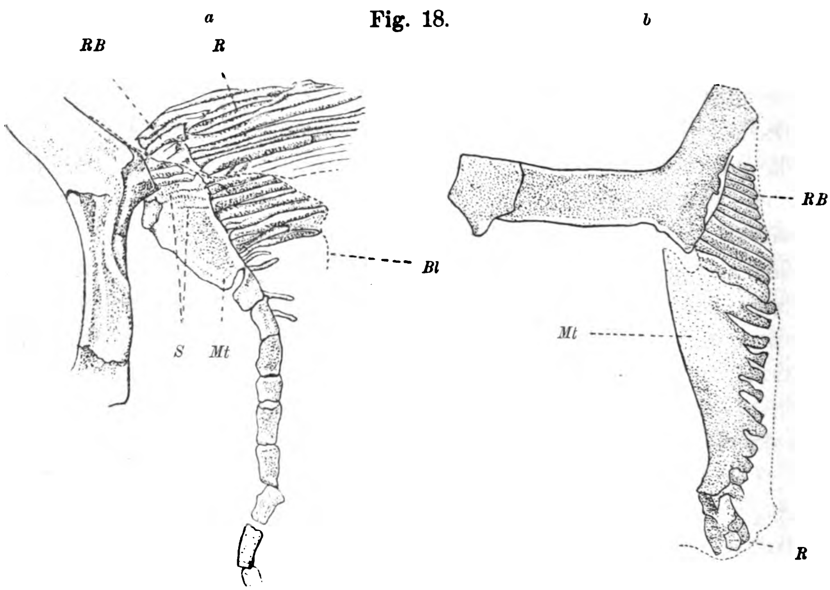
Es hat sich aber gezeigt, daß nicht nur die mikroskopisch sichtbare Stufenfolge der Skeletentwicklung so verläuft, daß die Radien der sekundären Basalia später auftauchen als diejenigen, welche zuerst am primären Basale entstehen, sondern daß im Metapterygium ein entwicklungsphysiologischer Faktor lokalisiert ist, von welchem die Bildung dieser Radien abhängig ist. Eine andre mikroskopisch vielfach bei Selachierembryonen festgestellte Stufenfolge in der Radienbildung, nämlich die, daß das Basipterygium Fortsätze aussendet, welche die Radien darstellen, hat sich dagegen nicht als entwicklungsphysiologisch notwendig erwiesen; denn die Radien bilden sich auch ohne ihren speciellen Zusammenhang mit dem Basipterygium. Der bedingende Faktor ist also nicht im Basipterygium überhaupt, sondern speciell in dem Teil desselben, welchen wir als Metapterygium bezeichnen, gelegen.

Da hier das Metapterygium als der Träger von entwicklungsphysiologischen Faktoren nachgewiesen ist, welche die Entstehung von Teilen der sekundären Basalia und vielleicht des Meso- und Propterygium überhaupt bedingen, so erhebt sich die Frage, ob dieser Tatsache phylogenetische Bedeutung innewohnt? Ich halte dies für wahrscheinlich. Wir kennen in unserm Fall fossile Überreste von Selachiern aus dem unteren Carbon und Perm, bei welchen nur ein einziges Basale, das Basale metapterygii vorhanden ist (Fig. 18 *Mt*). An Stelle der übrigen Basalia (B. meso- und propterygii) existieren isolierte Radien (*R*, *RB*), welche direkt dem Schultergürtel aufsitzen und deren Concrescenz die Entstehung der sekundären Basalia zugeschrieben wird. Jedenfalls liegt in diesen Befunden der paläontologische Beweis dafür, daß das Basale metapterygii früher entstanden ist als die übrigen. Auch sind bei diesen Fossilien manchmal nur wenig freie Radien neben dem primären Basale am Schultergelenk befestigt (vor allem bei Formen mit biserialem Radienbesatz, s. Textfig. 17 *b*, *R*), so daß nicht nur die sekundären Basalia, sondern höchstwahrscheinlich alle freien, neben dem Metapterygium vorkommenden Skeletstäbe paläontologisch jünger sind, als das primäre Basale mit seinen Ra-

dien. Vergleichend anatomisch ist ebenfalls eine Ableitung sämtlicher Skeletstäbe und -platten, welche neben dem Metapterygium vorkommen durch Loslösung von Teilen desselben und Überwanderung von solchen auf den Extremitätengürtel, durch GEGENBAURS große Arbeiten über das Flossenskelet (besonders aus dem Jahre 1870) sehr wahrscheinlich.

Die übrigen morphologischen Beweismittel, Paläontologie und vergleichende Anatomie, befinden sich also mit dem embryologischen Befund in Übereinstimmung. Ist die Entwicklung des Meso- und

Fig. 18.



a Brustflossenskelet von *Cladodus Neilsoni* (nach TRAQUAIR), *b* von *Symmorium reniforme* (nach COPE). *RB* Basalstücke der Radien, *R* Radien, *S* Furchen, *Mt* Basale metapterygii, *Bl* Bruchlinie der Steinplatte. (Aus BRAUS, Verhandlungen phys.-med. Gesellschaft Würzburg. Bd. 34. S. 181, 182.)

Propterygium phylogenetisch vom Metapterygium ausgegangen, so ist dasselbe ehemals ebenso Träger der entwicklungsbedingenden Faktoren für diese Teile gewesen, wie heute noch in der Ontogenie der Scylliiden.

In der Natur besteht, wie es scheint, die Tendenz, alle entwicklungsbedingenden Faktoren im typischen Laufe der Ontogenese möglichst in ihrer Lokalisation zu belassen. Gewisse Bestandteile der Kerne, die Chromosomen, sind nach den Nachweisen der modernen Cytologen (insbesondere von BOVERI) die Träger der Vererbung, welche von Zelle zu Zelle, von Eltern an Kinder, von Generationen

an Generationen die Entwicklungsfaktoren der Erblichkeit weitergeben und weitergetragen haben. Dieses Beharrungsvermögen, das uns in zahlreichen andern Beispielen bekannt ist, kommt meines Erachtens auch darin zum Vorschein, daß in unserm Falle ein Teil eines Blastems Träger des bestimmenden Faktors für andre Teile desselben Blastems ursprünglich war und heute noch ist. Wenn die Vererbung so verläuft, daß immer wieder dieselben Bahnen von den Trägern der die Entwicklung determinierenden Faktoren durchlaufen werden, so werden wir um so eher die ursprünglichen Beziehungen kennen lernen, je besser uns der Sitz und die Verteilung solcher Träger im embryonalen Körper bekannt ist.

Wir werden deshalb vom morphologischen Standpunkt aus besonders auf solche Fälle zu achten haben, in welchen ebenfalls nachzuweisen ist, daß in einem bestimmten abgegrenzten Zellenkomplex ein Teil für die andern entwicklungsbestimmend wirkt, um an andern historischen Dokumenten zu prüfen, ob darin etwas Palingenetisches zutage tritt. Die weitere Erfahrung kann erst lehren, inwiefern hier eine Regel von allgemeinerer Geltung vorliegt, welche auch ohne die Kontrolle durch Paläontologie und vergleichende Anatomie angewendet werden könnte.

Etwas Wesentliches der Vorgänge am Skelet der Selachierflosse scheint mir darin zu bestehen, daß die Beziehungen der Teile zueinander an ein und demselben Blastem und innerhalb der successiven Entwicklung eben dieses einheitlichen Zellenkomplexes verfolgt wurden. Es ist einleuchtend, daß dort, wo in der Ontogenie mehrere Prozesse ineinander greifen und Produkte des einen mit solchen des andern kombiniert werden, um das Endresultat zu erzielen, viel kompliziertere Bedingungen vorliegen können, als wenn die Entwicklung sich an ein und derselben Gewebsformation vollzieht.

Wir haben in der Flossenentwicklung bei unsern Untersuchungen auch einen Fall dieser zweiten Kategorie kennen gelernt, indem sich zeigte, daß die Radienanlagen des Skelets und die Muskelanlagen der Extremität, welche im ausgebildeten Zustand in einer festen Beziehung zueinander gefunden werden, trotzdem in der Ontogenie völlig unabhängig voneinander entstehen. Dieser Fall hat also für das morphologische Problem besonderes Interesse.

Dasselbe ist zunächst kritischer Art. Denn es zeigt sich, daß über causale Abhängigkeit oder Unabhängigkeit succedenter Entwicklungsstufen voneinander nur durch besondere Untersuchungen Aufschluß gewonnen werden kann, und daß die deskriptiv embryo-

logisch gewonnene Voraussetzung von causaler Abhängigkeit in unserm konkreten Fall eine irrtümliche ist. Es ist von W. Roux stets andern Meinungen gegenüber (O. Hertwig, C. Rabl u. a.) mit Recht entgegengehalten worden, daß abhängige Differenzierungen, auch wenn sie deskriptiv noch so offensichtlich scheinen, doch erst durch das Experiment bewiesen werden können, und daß in solchen Fällen, wo das Experiment nachträglich den positiven Beweis liefert, nur zufällig das Richtige auf Grund der deskriptiven Tatsachen vermutet wurde (z. B. 1905, S. 5, 197, 198). Bei der Selachierflosse erschien den meisten Embryologen, welche ihre Genese erforschten, die causale Abhängigkeit der Skeletogenese von der Myogenese so eklatant (vgl. S. 40), daß sie darauf nicht nur weitgreifende phylogenetische Hypothesen gründeten, sondern in ihnen ein besonders geeignetes Instrument erblickten, vergleichend-anatomisch gewonnene Reflexionen zu bekämpfen. Es fällt jedoch durch die hier mitgeteilten experimentellen Ergebnisse der ganze »embryologische Beweis« für die sogenannte metamere Struktur der Selachierflossen in sich zusammen. Ausgehend von der angenommenen Abhängigkeit der Radienentstehung von den Muskelanlagen der Flossen glaubten namentlich C. Rabl und Mollier ungefähr gleichzeitig (1893) ein Beweismittel gefunden zu haben, die ursprüngliche Zusammensetzung des Flossenskelets aus isolierten Knorpelstäben zu demonstrieren. Allen Bemühungen zum Trotz waren diese hypothetischen freien Skeletstäbe nirgends in der Entwicklung der Extremitäten nachzuweisen; ja gerade diese beiden Forscher waren es, deren genaue Untersuchungen die Angaben früherer, wenig exakter Arbeiten, es kämen solche freien Radien in der ganzen Flosse[1] vor, widerlegten. Da nun aber die Muskelanlagen in ihrer ersten Entstehung völlig isolierte Gebilde sind (Dohrnsche Knospen), welche von den metameren Muskelanlagen des Rumpfes aus in die Flossen unmittelbar hineingelangen, so schien die Entstehung des Skelets in Form ebensolcher freier Anlagen auf Grund der vorausgesetzten Abhängigkeit der letzteren von ersteren bewiesen. Die »metamere Struktur« der Flosse sollte darin bestehen, daß Muskeln, Skelet und Nerven der Flossen metamerische Bildungen sind.

Wenn C. Rabl neuerdings noch (1901, S. 475) behauptet hat,

[1] Daß im Meso- und Propterygium freie Radien gefunden werden, wurde paläontologisch (S. 101) und jetzt auch ontogenetisch (Taf. V Fig. 3, *a—c*) klar gelegt. Es kommt hier jedoch nur darauf an, ob das ganze Flossenskelet aus solchen Radien entstanden ist.

daß »jeder, der imstande ist, vorurteilslos ein Präparat einer Flossenanlage eines Selachiers zu betrachten«, nicht im Zweifel darüber bleiben könne, daß es sich hier um »vollkommen sicher stehende Tatsachen« handele, so kennzeichnet dies die verhängnisvolle Konsequenz einer Richtung in der Embryologie, welche die Bedeutung mikroskopischer Ergebnisse überschätzt (vgl. auch Roux, 1905, S. 197) und deren phylogenetische Schlüsse deshalb gegebenen Falls nicht auf Tatsachen oder Präparaten, sondern auf irrtümlichen Voraussetzungen basieren.

Es muß in diesem Zusammenhang auch der »Sclerozonentheorie« von Bolk gedacht werden, welche ebenfalls weitgehende ontogenetische Abhängigkeiten der Muskulatur und des Skelets auf Grund deskriptiver Feststellungen voraussetzt. Die Befunde, auf welche sich Bolk stützt, sind jedoch nicht entwicklungsgeschichtlicher, sondern rein anatomischer Art. Ich bin weit entfernt, die Verdienste dieser überaus subtilen Untersuchungen Bolks und seines Schülers Lubsen an sich zu verkennen, halte jedoch eine Besprechung der theoretischen Anschauungen dieser Forscher für geboten, weil dieselben nicht nur von Fachschriftstellern acceptiert wurden (z. B. Eisler, 1895, Gräfenberg, 1905), sondern auch bald Eingang in Lehrbücher für Studierende (z. B. Raubers Anatomie, 1898, II, S. 566, Kollmanns Entwicklungsgeschichte des Menschen, 1898, S. 307) gefunden haben. Die Sachlage wird am besten aus Lubsens eignen Worten zu erkennen sein, welcher Bolks Anschauungen und deren Wandlungen neuerdings geschildert hat. Es sei vorausgeschickt, daß die »Sklerozonen« (d. h. dem Skelet anliegende haploneure Muskelbezirke) bei allen Wirbeltieren[1] häufig metamer aufeinander folgen, also eine ähnlich regelmäßige Anordnung zeigen, wie die Myomeren des Rumpfes aller Wirbeltierembryonen und niederer Wirbeltiere überhaupt. Lubsen sagt (1903, S. 98): »Diese Tatsache ist an sich schon interessant... In viel höherem Maße erregt sie aber unser Interesse, wenn wir auf die genetische Beziehung acht haben, die ihr Bolk beim Menschen zugrunde gelegt hat. In seiner ersten Arbeit über die Beziehungen

[1] Bolk selbst wies dies beim Menschen, Lubsen bei Amphibien, Reptilien und verschiedenen Säugerfamilien nach, ich selbst zeigte dasselbe bei niederen Fischen (bereits 1892). Das letztere ist von Lubsen so sehr verkannt worden, daß er behauptet, ich hätte die segmentale Gliederung dieser Art geleugnet (l. c., S. 48). Hierbei, ferner bei den nach Klaatsch zitierten Auslassungen Lubsens über Crossopterygier und andern mehr allgemeinen Angaben sind sachliche Irrtümer des Autors so augenfällig, daß ich bloß auf meine früheren Arbeiten zu verweisen brauche.

zwischen Skelet und Muskulatur (Morph. Jahrb. Bd. 21, 1894) zog er aus dem Vorhandensein des Sklerozonensystems am menschlichen Beckengürtel drei verschiedene Folgerungen. Erstens, daß die Muskulatur, noch vor ihrer Differenzierung in gesonderte Muskelindividuen, sich am skeletogenen Gewebe einpflanzt, mithin noch in der Form von Myotomen. Zweitens ging aus der Regelmäßigkeit der Aufeinanderfolge der Sklerozonen hervor, daß die Muskeln nach ihrer Anheftung keine Verschiebung über das Skelet erlitten. Drittens schien es zur Erklärung der Verhältnisse notwendig anzunehmen, daß die Skeletstrecke eines jeden Sklerozons sich auch in dem Niveau des entsprechenden Myotoms entwickelt hätte und ihr Bildungsmaterial aus dem gleichen Segmente bezog. In späteren Untersuchungen wurde bald die letztere Folgerung aufgegeben, die beiden ersten blieben erhalten.« Sie wurden jedoch nur auf gewisse Teile der Gliedmaßen von Bolk beschränkt. Mit einigen lokalen Einschränkungen werden sie auch von Lubsen aus seinen Befunden bestätigt.

Es liegt auf der Hand, daß die causale Unabhängigkeit der Skeletentstehung von der Myogenese in der Selachierflosse die generelle, stets von mir bekämpfte, inzwischen von Bolk selbst zurückgezogene Forderung definitiv beseitigt, es müsse aus der segmentalen Anordnung der haploneuren Muskelbezirke (»Sklerozonen«) eine ebensolche Anordnung der Skleroblasten, also eine metamere Gliederung der Skeletanlage, gefolgert werden. Selbst in der sehr eingeschränkten Form, in welcher Lubsen auch heute noch von den Muskeln auf die ursprüngliche Ausdehnung des Skelets schließen zu müssen glaubt (l. c., S. 99), ist eine solche Forderung hinfällig. Es zeigt sich aber auch, daß die beiden andern Annahmen Bolks einer Kritik nicht standhalten. Bei Selachiern sind »Sklerozonen« in der fertigen Flosse geradeso wie bei höheren Vertebratengliedmaßen konstruierbar. Aber ontogenetische Beziehungen der Muskelanlagen zum Skelet irgendwelcher mechanischer Art (wie frühe Verbindung zwischen Skelet- und Muskelanlagen, Fixierung solcher Verbindungen), welche Bolk generell annimmt, sind keineswegs in der typischen Entwicklung dieser Tiere an morphologischen Anzeichen wahrzunehmen, vielmehr nach den experimentellen Befunden auszuschließen, da Muskulatur und Skelet voneinander unabhängig zur Entwicklung kommen. Das »Sklerozonensystem« ist also bei Selachiern auch ohne ontogenetische Wechselwirkung zwischen Skelet und Muskulatur vorhanden, und seine Existenz beweist, daß auch

bei höheren Vertebraten haploneure Nervengebiete dieser Art vorkommen können, ohne daß deshalb Forderungen wie diejenigen BOLKS erhoben zu werden brauchen.

Die haploneuren Felder in der Gliedmaßenmuskulatur sind gewiß darum nicht weniger interessant. Meiner, schon früher (1899) in Kürze ausgesprochenen Ansicht nach erklären sie sich so, daß die segmentale Rumpfmuskulatur nicht nur bei Selachiern getrennte Bausteine (in Form der metameren Muskelknospen) an die Gliedmaßenanlagen liefert, sondern daß auch bei höheren Tieren, bei welchen derartige metamere Gebilde nicht zu erkennen sind, wahrscheinlich doch eine Gliederung des myogenen Blastems in haploneure Bezirke latent vorhanden ist. Obgleich sich durch Verbindung des Materials dieser Regionen polyneure Muskelindividuen bilden, werden die ursprünglichen Grenzen häufig nicht so weit verwischt, daß nicht doch noch an der Innervation zu erkennen wäre, in welcher Anordnung sich dieselben ursprünglich befanden. Es ist dann diese segmentale Folge der Innervationszonen nichts andres als ein Rest ursprünglicher Zustände, nämlich der metameren Folge der ausganggebenden Rumpfmuskeln, welche die Gliedmaßenmuskulatur auch dann noch festzuhalten vermag, wenn die Muskelindividuen selbst die Grenzen der alten Zonen nicht im geringsten mehr respektieren.

Ob aber das ontogenetische Baumaterial der Tetrapodengliedmaßen in der Tat in seinem Myoblastem, soweit dasselbe einheitlich erscheint, dennoch der Rumpfmetamerie entsprechend gegliedert ist, wie dies von mir angenommen wird, dies ließe sich durch das Experiment prüfen. Gelänge es, bei geeigneten Embryonen einzelne Rumpfmyotome so zu zerstören, daß keine myogenen Elemente aus ihnen in die Gliedmaßenanlagen abfließen können, so wäre zu erwarten, daß entsprechende Bezirke im Myoblastem verödeten. In dieser Weise ist es vielleicht einmal möglich, die BOLKschen »Sklerozonen« bis in die ersten Muskelanlagen hinein zu verfolgen. Übrigens scheint bei Amphibienlarven das Experiment der Regeneration wegen technisch nur schwer ausführbar zu sein. Die Untersuchungen von ESTHER BYRNES (1898), deren Zerstörungsversuche Myotomteile übrig ließen und auch zu wenig auf das Endresultat des Versuches (Entstehung von Extremitätenmuskeln und Innervation derselben) gerichtet waren, haben meiner Ansicht nach keine Klarheit gebracht. Der Schluß, welchen die Autorin zieht, daß bei Amphibien alle Gliedmaßenteile, auch die Muskeln aus der Somatopleura entständen,

scheint mir nicht bewiesen zu sein. Dadurch ist nicht ausgeschlossen, daß andre Objekte und andre Methoden den Versuch ermöglichen.

Jedenfalls besitzen wir im Augenblick gar keine Möglichkeit, aus den Innervationsverhältnissen der Muskulatur eine so generelle Ableitung der Wechselwirkung zwischen Muskeln und Knochen abzuleiten, wie dies Bolk versucht hat, und alle Ableitungen, welche im speziellen von den »Sklerozonen« auf ursprüngliche Verhältnisse des Skelets vorgenommen wurden, sind vage Hypothesen. Es gibt wahrscheinlich wohl eine genetische Myozonie der Gliedmaßenmuskeln. Dagegen gibt es »Sklerozonie« nur insofern, als sich die Muskelzonen auf die Knochen aufmalen und dadurch anschaulich hervorheben lassen. Als Illustrationsmittel bestimmter morphotischer Zustände der Muskulatur hat die »Sklerozonie« ihren bleibenden Wert. Die Bezeichnung ist also nur richtig, wenn sie deskriptiv verstanden wird.

Ist innerhalb der Ontogenie selbst durch die Resultate des Experiments kein Zweifel mehr möglich darüber, daß keine Abhängigkeit zwischen den Muskel- und Skeletanlagen der Selachierflossen besteht, so ist doch damit noch nicht die Frage berührt, wie sich dieser Befund zu dem phylogenetischen Problem verhält. Wir wenden uns jetzt dieser zu.

Unter den vergleichend-morphologischen Beweismitteln findet sich nichts, das eine ursprüngliche Abhängigkeit des Flossenskelets von der Flossenmuskulatur im Gegensatz zur jetzigen Selbstdifferenzierung während der Ontogenese anzunehmen nötigte. Es sind allerdings aus dem embryologischen Entwicklungsgang deskriptiv topographische und numerische Relationen zwischen Muskelanlagen und Skeletanlagen für diese Frage herangezogen worden; es fragt sich, ob solche, auch wenn sie entwicklungsphysiologisch nicht causal miteinander verknüpft sind, doch für eine Zusammengehörigkeit in der Urgeschichte beider Systeme von Wichtigkeit sind. Doch glaube ich in früheren Arbeiten (besonders 1904 A) den Nachweis geliefert zu haben, daß die Zahl der Muskelknospen und Radien — eine dieser angeblich festen Relationen — in gar keinem bestimmten Verhältnis zueinander steht und daß auch die ursprüngliche Lage des metameren Muskelmaterials und der Radien — die andre Relation — nicht irgendwie koinzidiert. Fällt also die Fiktion fort, daß erst in einem bestimmten Stadium, in welchem allerdings zwischen je einem dorsalen und ventralen Musculus radialis ein Radius des Skelets eingeschlossen ist, das Skelet durch Einwirkung der Muskeln er-

zeugt würde, so zeigen die vorausgehenden Stufen der Muskelentwicklung deutlich, daß ein allmählicher Verschmelzungsprozeß statt hat, welcher darin endet, daß Skelet und Muskeln manchmal komplett zusammenpassen. Es werden anfänglich meistens viel mehr Muskelknospen von den Rumpfmyomeren geliefert, als später Skeletstäbe und diesen angepaßte Muskelindividuen vorhanden sind. Die von MOLLIER entdeckten Zusammenhänge der Muskelstreifen untereinander, zusammen mit den Verflechtungen der Muskelnerven zeigen, wie sich das Material verschiebt, um die definitive Zahl und Lage der Muskeln zu erzielen. Denn auch die Position der Muskeln und Radien ist häufig anfänglich eine discrepante; selbst in Fällen, wo später Konkordanz in der Lage beider herrscht, ist diese erst allmählich aus Diskordanz entstanden.

Am deutlichsten zeigt sich, daß Flossenskelet und -muskulatur bei Haien ursprünglich unabhängig voneinander sein können, in den vielen Fällen, wo jetzt noch bei recenten ausgewachsenen Tieren keine Konkordanz der Lage zwischen den einzelnen Muskelindividuen und Skeletstäben besteht. Es ist dies z. B. an den Radien des Metapterygium der Fall. Hier führt also die ontogenetische Adaptation der Anlagen beider Systeme zu keiner Konkordanz, wie an andern Stellen des Skelets. Es ziehen die Musculi radiales schräg über mehrere Skeletstäbe hinweg. Sie funktionieren so, daß sie mit ihren Insertionen auf die Hornfäden des Integuments der Flosse wirken und also gar nicht auf eine funktionelle Beeinflussung des knorpeligen Innenskelets der Flosse direkt ausgehen. Da dies bei der Haiflosse fast durchgehends so ist, und Befestigungen der Insertionen der Muskulatur am Innenskelet nur in Anfängen an wenigen Stellen vorhanden sind, dafür aber bei höheren Tieren immer umfänglichere Anheftungen derselben konstatiert werden, so sehen wir, daß die Haiflosse einen relativen Indifferenzzustand in der Entwicklungsreihe darstellt, welche allmählich Extremitätenskelet und -muskulatur in innige Abhängigkeit zueinander bringt. Es ist auch ersichtlich, wie diese Adaptation eingeleitet wird. Es sind die Ursprünge der Muskeln, welche anfänglich vom Rumpf und den in ihm eingebetteten Extremitätengürtel entspringen, dann aber allmählich auf das Innenskelet der freien Flosse übergreifen, und es auf diese Weise verständlich machen, daß die Zahl der definitiven Muskeln mit der Zahl der Gliederungen der Extremität identisch werden. Wurde anfänglich die Extremität nur im ganzen durch Wirkung der Muskeln auf das Integument (Hornfäden) bewegt und war das Innenskelet nichts

andres als eine Versteifung der beweglichen Platte, so ist durch das Übergreifen der Befestigungen der Muskulatur auf die Knorpelstützen der Gliedmaßen, welches bei Selachiern noch auf einer niederen Stufe sich befindet, der Weg gefunden, auf welchem durch immer innigere Adaptation die genaue Wechselwirkung zwischen den einzelnen Skeletteilen der höheren Wirbeltiergliedmaßen und ihren Muskeln hervorgingen. Jenes indifferente Integumentalskelet, die Hornfäden und ähnliche Hautbildungen, ging dabei als überflüssig verloren. Alle diese Umformungen lassen sich in ihren Übergängen an den Muskeln der Flossen und vor allem an der zum Schwimmen und Aufstützen benutzten *Ceratodus*-Flosse und andern primitiven Gehwerkzeugen ablesen, wie vergleichende Untersuchungen zeigten (Braus, 1900).

Die recente Selachierflosse enthält also selbst noch den atavistischen Zustand an solchen Stellen, wo weder in der Ontogenie noch im ausgebildeten Zustand Konkordanz zwischen den knorpeligen Skeletstäben derselben und den Muskeln besteht, sondern wo letztere kraft ihrer Wirkung auf das Integumentalskelet lokomotorisch wirken können, trotzdem eine enge Lageanpassung an das Innenskelet noch nicht eingetreten ist. Alle Fälle von Konkordanz sind von diesem Zustand ableitbar.

Die Unabhängigkeit der Differenzierung von Muskel- und Skeletanlagen in der Ontogenie der Scylliidenflosse, welche der experimentelle Eingriff erkennen läßt, hat also ihre Parallele in der phylogenetischen Freiheit der Skeletentwicklung von der Muskelentwicklung in der Selachierflosse überhaupt, wie sie uns die vergleichende Methode gelehrt hat. Es liegt die Vermutung nahe, daß dasselbe Beharrungsvermögen in der Lokalisation der Entwicklungsfaktoren bei der Wiederkehr der Differenzierungsprozesse, welches wir in der Entwicklung des Skelets zu erkennen glaubten, auch hier sich zeigt und daß die Muskelanlagen sowie Skeletanlagen der Scylliidenflosse deshalb Träger ihrer eignen determinierenden Bedingungen und unabhängig voneinander sind, weil sie es palingenetisch waren.

Wir kennen einen andern, sicher erforschten Fall, in welchem Korrelationen verschiedener Gewebsformationen während der Entwicklung zustande kommen, bei dem sich aber im Gegensatz zu der Selbstdifferenzierung von Skelet- und Muskelanlagen der Scylliidenflosse gezeigt hat, daß gleich zu Anfang des ontogenetischen Geschehens abhängige Differenzierung besteht. Es ist dies die Abhängigkeit der Entstehung der Linse des Amphibienauges von der

Berührung des Ectoderms durch den cerebralen Augenbecher (S. 93)[1]. Es gibt im *Amphioxus* Einrichtungen, welche als Vorläufer des ausgebildeten Wirbeltierauges gelten können (Boveri, 1904), pigmentierte Zellen, welche lediglich im Centralnervensystem ihren Sitz haben. Die Retina ist also in ihren Anfängen bei diesen niedersten Vertebraten zuerst da. Eine Linse ist auch in ihren ersten Etappen noch nicht gebildet. »Weiterhin ist es auffallend, wie streng die Einfaltung der Epidermis zur Linse mit der becherförmigen Umformung der Augenblase parallel geht, wie z. B. ein Blick auf die Tafeln C. Rabls (1898—1900) lehrt. Wir dürfen aus diesem ontogenetischen Befund den Schluß ziehen, daß die Umbildung der Augenblase in die Becherform auch phylogenetisch von einer entsprechenden Epidermiseinfaltung genau begleitet, daß beides gewissermaßen ein einheitlicher Prozeß war. Die von Spemann (1901) experimentell nachgewiesene Abhängigkeit der Linsenbildung vom Kontakt mit der Augenblase ist dieser Auffassung jedenfalls günstiger als jeder andern« (Boveri, l. c., S. 421). War also phylogenetisch die Linsenbildung des Auges durch die Entstehung und Ausbildung des Augenbechers erst veranlaßt, so liegt auch hier wieder die Tendenz des Organismus zutage, die Träger der Entwicklungsfaktoren, in diesem Fall den Augenbecher, im Besitz dieser Beziehungen zu belassen, so daß heute noch in der Ontogenie von derselben Stelle aus Wirkungen ausgelöst werden, an welche sie palingenetisch fixiert waren.

Es mögen vorläufig diese drei Beispiele genügen, um die Frage zur Diskussion zu stellen, inwieweit sich die Regel als richtig erweist, daß die Lokalisation der Entwicklungsfaktoren in der Ontogenie palingenetische Bedeutung hat. Andre experimentell gewonnene Resultate, welche eine Prüfung ermöglichen, liegen in der Literatur nach meiner Beurteilung derselben nicht vor; sie sind also erst noch zu erzielen. Eine Einschränkung der Regel wird sich aber, so viel läßt sich wohl voraussagen, in solchen Fällen ergeben, wo mehrere differente Gewebsformationen in der Ontogenie zur Bildung eines einheitlichen Organs oder Organkomplexes zusammentreten. Es ist eine große Zahl von Selbstdifferenzierungen

[1] Auf die Tentakelbildung beim *Pluteus* und deren Abhängigkeit vom Skelet (Herbst, Mitth. der Zoolog. Station Neapel. Bd. XI. 1895) gehe ich hier deshalb nicht ein, weil rein larvale Einrichtungen wie diese für unsre Absicht zu große Schwierigkeiten bieten und die Echinodermenentwicklung überhaupt phylogenetisch zu dunkel ist.

in der Ontogenie bekannt geworden und unter diesen sind nicht wenige, bei welchen »funktionelle Strukturen« im Sinne Rouxs in dieser Weise embryologisch entstehen. Es sind Bildungen, welche im ausgewachsenen Zustand in hohem Maß der zu leistenden Arbeit angepaßt sind und von welchen deshalb von manchen Autoren angenommen wird, daß sie einst in direkter Wechselwirkung zur Funktion entstanden. Wenn dies so ist und solche Strukturen durch »Vererbung« in der Ontogenie auftauchen, also durch Selbstdifferenzierung angelegt werden, so kann generell die Selbstdifferenzierung nicht eine Folge phylogenetisch unabhängiger Differenzierung sein. Diese Frage, welche von einschneidender Bedeutung für stammesgeschichtliche Probleme ist, will ich im Anschluß an ein besonders deutliches Beispiel von Selbstdifferenzierung (beim Entbindungsmechanismus der vorderen Extremität von *Bombinator*-Larven, kurze Mitteilung 1905 B) in einem besonderen Aufsatze behandeln. Es sei jedoch vorläufig darauf hingewiesen, daß auch dann, wenn in der Ontogenie nicht alle die ursprünglichen Abhängigkeiten mehr vorhanden sind, sondern einzelne Parzellen das vollziehen, was sie früher nur unter Antrieben von andern Stellen her leisten konnten, doch innerhalb der durch weit getriebene Selbstdifferenzierung getrennten Bezirke des embryonalen Organismus noch genug entwicklungsphysiologische Beziehungen werden ermittelt werden können, deren Lokalisation wie in unserm ersten Beispiel von Bedeutung ist für die phylogenetische Frage nach der ursprünglichen Entstehung der Teile.

6. Die allgemeine Entstehung des Abhängigkeitsverhältnisses zwischen Skelet und Muskulatur.

Die Untersuchung der Selachierflosse hat zu dem vielleicht überraschenden Resultat geführt, daß das Skelet derselben unabhängig von der Muskulatur entsteht, daß dagegen die Skeletteile unter sich in ihrer Differenzierung abhängig sind. Die Frage ist die, ob dies eine allgemeingültige Bedeutung für die ursprüngliche Ausbildung des Skelets und das anfängliche Verhältnis von Muskel- und Skeletteilen zueinander besitzt. Der Weg, dies zu entscheiden, kann in weiteren Forschungen bestehen, welche zunächst die Abhängigkeits- oder Unabhängigkeitsverhältnisse der individuellen Entwicklungsvorgänge voneinander feststellen. Hier ist noch alles zu tun. Auf vergleichend-morphologischem Gebiet sind dagegen bereits weit

reichende Vorarbeiten vorhanden, auf welche hier hingewiesen sei. So entstehen bei Myxinoiden und Petromyzonten die ersten Verknorpelungen des Achsenskelets als Umscheidungen der Nervenaustrittsstellen und ohne direkte topographische Beziehung zu den Rumpfmyomeren. Auch die Skeleteinlagen der primitiven Pinna haben bei diesen Tieren und ebenso bei Selachiern keine feste Relation zu der Segmentation der Rumpfmuskulatur. Schließlich sind bei Haien »Halbwirbel« und andre Erscheinungen der bereits hoch spezialisierten Wirbelsäule nicht in Übereinstimmung mit der Muskelgliederung. Es würde sich also verlohnen, hier weiter zu bauen und auch experimentell zu untersuchen, ob nicht dort, wo das Knorpelskelet zuerst auftrat, am Achsenskelet, anfänglich eine von der Muskulatur unabhängige, nicht metamere Entstehung stattfand und erst die weitere Entwicklung funktionelle Beziehungen zwischen Myomeren und Knorpelinseln herbeiführte, um damit die engen Wechselwirkungen anzubahnen, welche eine metamere Gliederung der Wirbelsäule und ihrer Adnexe, kurzum welche den ganzen definitiven Typus des Wirbeltierskelets im Gefolge hatten.

Vom Knochen wissen wir, daß sein erster Entstehungsherd im Integument gelegen ist, wo er in Form von Placoidschuppen und größeren Panzerstücken bei niederen Fischen zunächst seine ausschließliche Verbreitung findet. Wie die inneren Knochenherde des Körpers entstehen, ob überall, wie in manchen Fällen, in Abhängigkeit von den dermalen Knochen oder auch völlig selbständig, erscheint mir nicht gewiß; und deshalb ist es auch der Untersuchung wert, über die Beziehungen der Knochen und Muskeln in ihren ersten Anfängen nachzuforschen.

Es besteht also die Möglichkeit, daß das, was wir bei der Selachierflosse fanden, allgemeine Bedeutung für die ursprünglichen Zustände im Verhältnis von Muskulatur und Skelet zueinander hat, und daß dereinst, wenn dieses weite Gebiet der Skeleto- und Myogenese in seinen Korrelationen genügend durchforscht sein wird, allgemein die Antwort auf die im Titel dieser Arbeit gestellte Frage eine verneinende sein wird, ebenso wie jetzt auf dem kleinen Gebiet, wo wir sie prüfen konnten.

Verzeichnis der zitierten Arbeiten.

BALFOUR, F. M., On the development of the skeleton of the paired fins of Elasmobranchii, considered in relation to its bearings on the nature of the limbs of the Vertebrata. Proc. Zool. Soc. London. 1881 A.

—— Handbuch der vergleichenden Embryologie. Deutsche Ausgabe von B. VETTER. II. Jena 1881 B.

LOBIANCO, Noticie biologiche riguardanti specialmente il periodo di maturità sessuale degli animale del golfo di Napoli. Mitth. der Zool. Station Neapel. Bd. XIII. 1899.

BOVERI, Th., Über die phylogenetische Bedeutung der Sehorgane des Amphioxus. Zool. Jahrb. Suppl. VII. Festschrift für WEISMANN. Jena 1904.

BRAUS, H., Über die Innervation der paarigen Extremitäten bei Selachiern, Holocephalen und Dipnoern. Ein Beitrag zur Gliedmaßenfrage. Jenaische Zeitschrift für Naturwiss. Bd. XXXI. (N. F. XXIV.) Jena 1898.

—— Beiträge zur Entwicklung der Muskulatur und des peripheren Nervensystems der Selachier. II. Teil. Die paarigen Gliedmaßen. Morph. Jahrbuch. Bd. XXVII. Leipzig 1899.

—— Die Muskeln und Nerven der Ceratodusflosse. Ein Beitrag zur Morphologie der freien Gliedmaße bei niederen Fischen und zur Archipterygiumtheorie. SEMON, Zoologische Forschungsreisen in Australien und dem Malayischen Archipel. Bd. I. (Jenaische Denkschr. Bd. IV.) Jena 1900.

—— Thatsächliches aus der Entwickelung des Extremitätenskelettes bei den niedersten Formen. Zugleich ein Beitrag zur Entwickelungsgeschichte des Skelettes der Pinnae und der Visceralbögen. Festschrift für E. HAECKEL. Jenaische Denkschr. Bd. XI. Jena 1904 A.

—— Die Entwickelung der Form der Extremitäten und des Extremitätenskelettes. Handbuch der vergl. exper. Entwickelungsgesch. der Wirbeltiere. Bd. III. Kap. 5. Jena 1904 B.

—— Experimentelle Beiträge zur Frage nach der Entwickelung peripherer Nerven. Anatom. Anzeiger. Bd. XXVI. Jena 1905 A.

—— Über den Entbindungsmechanismus der vorderen Extremität von Bombinatorlarven. Sitzungsber. des natur-histor. med. Vereins Heidelberg. Münchener med. Wochenschrift. Nr. 36. 1905 B.

DOHRN, A., Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers. 6. Die paarigen und unpaaren Flossen der Selachier. Mitth. der Zool. Station Neapel. Bd. 5. Leipzig 1884.

—— Studien etc. 22. Weitere Beiträge zur Beurtheilung der Occipitalregion und der Ganglienleiste der Selachier. Ibidem. Bd. 15. Leipzig 1902.

EISLER, P., Die Homologie der Extremitäten. Morphologische Studien. Abhandlungen naturforsch. Gesellschaft zu Halle. Bd. 19. Halle 1895.

EISMOND, J., Experimente an Selachiereiern. Arbeiten aus dem zoot. Labor. der Universität Warschau. 1903. (Russisch.)

FÜRBRINGER, M., Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel, zugleich ein Beitrag zur Anatomie der Stütz- und Bewegungsorgane. Amsterdam und Jena 1888.

—— Morphologische Streitfragen. 1. Nervus trochlearis. 2. RABL's Methode und Behandlung der Extremitätenfrage. Morph. Jahrbuch. Bd. XXX. Leipzig 1902.

FULD, E., Über Veränderungen der Hinterbeinknochen von Hunden in Folge Mangels der Vorderbeine. Archiv für Entwickelungsmech. Bd. XI. Leipzig 1901.

GEGENBAUR, C., Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. II. 1. Schultergürtel der Wirbelthiere. 2. Brustflosse der Fische. Leipzig 1865.

—— Über das Skelet der Gliedmaßen der Wirbelthiere. Jenaische Zeitschrift. Bd. 5. Leipzig 1870.

—— Vergleichende Anatomie der Wirbelthiere mit Berücksichtigung der Wirbellosen. Bd. I. Leipzig 1898.

GRÄFENBERG, E., Die Entwicklung der Knochen, Muskeln und Nerven der Hand und der für die Bewegungen der Hand bestimmten Muskeln des Unterarms. Anatom. Hefte. Bd. 30. 1905.

HARRISON, R. G., Die Entwicklung der unpaaren und paarigen Flossen der Teleostier. Archiv für mikr. Anatomie. Bonn 1895.

—— An experimental study of the relation of the nervous system to the developing musculature in the embryo of the frog. Americ. Journ. Anatomy. Vol. 3. 1904.

HIS, W., Über den Keimhof oder Periblast der Selachier. Archiv für Anatomie und Entwicklungsgeschichte. Jahrg. 1897. Leipzig 1897.

KASTSCHENKO, N., Zur Entwicklungsgeschichte des Selachierembryos. Anat. Anzeiger. Bd. 3. Jena 1888.

KEIBEL, F., Diskussion zu H. BRAUS: Einige Ergebnisse der Transplantation von Organanlagen bei Bombinatorlarven. Verhandl. der anat. Ges. 18. Versammlung. Jena 1904. S. 66.

KING, H., Experimental studies on the eye of the frog embryo. Archiv für Entwicklungsmechanik. Bd. 19. Leipzig 1904.

v. KOCH, Bemerkungen über das Halten von niederen Seetieren. Zool. Garten. Bd. 14. S. 401. 1873.

KOPSCH, F., Experimentelle Untersuchungen am Primitivstreifen des Hühnchens und an Scylliumembryonen. Verhandl. der anat. Ges. 12. Vers. Kiel. Jena 1898.

LEWIS, W. H., Experimental studies on the development of the eye in Amphibia. 1. On the origin of the lens. American Journ. anatomy. Vol. 3. 1904.

LUBSEN, J., Untersuchungen zur vergleichenden Segmentalanatomie PETRUS CAMPER. II. 1903.

MOLLIER, S., Die paarigen Extremitäten der Wirbelthiere. I. Das Ichthyopterygium. Anat. Hefte. Bd. 8. Wiesbaden 1893.

RABL, C., Theorie des Mesoderms (aus Morph. Jahrbuch. 1892—1896). Leipzig 1897.

Roux, W., Diskussion zu H. Braus: Über die Extremitäten der Selachier. Verhandl. der anat. Ges. 12. Vers. Kiel. Jena 1898. S. 179.

—— Über den Bau und die Entwickelung der Linse. Zeitschr. für wiss. Zool. Bd. 63, 65, 67. Leipzig 1898–1900.

—— Gedanken und Studien über den Ursprung der Extremitäten. Ibidem. Bd. 70. Leipzig 1901.

v. Rautenfeld, Morphologische Untersuchungen über das Skelet der hinteren Gliedmaßen von Ganoiden und Teleostiern. Inaug.-Dissert. Dorpat 1882.

Roux, W., Gesammelte Abhandlungen über Entwickelungsmechanik der Organismen. Bd. I, II. Leipzig 1895.

—— Diskussion zu H. Braus: Einige Ergebnisse der Transplantation von Organanlagen bei Bombinatorlarven Verhandl. der anat. Ges. 18. Vers. Jena 1904.

—— Vorträge und Aufsätze über Entwicklungsmechanik der Organismen. Heft I. Die Entwicklungsmechanik, ein neuer Zweig der biologischen Wissenschaft. Leipzig 1905.

Rückert, J., Diskussion über den Vortrag des Herrn His: Über Längsverwachsung des Embryo. Verhandl. der anat. Ges. Vers. München. Jena 1891.

Ruge, E., Die Entwicklungsgeschichte des Skeletes der vorderen Extremität von Spinax niger. Morphol. Jahrbuch. Bd. XXX. Leipzig 1902.

Schaper, A., Beiträge zur Analyse des tierischen Wachstums. 2. Teil. Schaper und Cohen, Über zellproliferatorische Wachstumscentren. Archiv für Entwicklungsmechanik. Bd. 19. 1905.

Spemann, H., Über Linsenbildung nach experimenteller Entfernung der primären Linsenbildungszellen. Zoolog. Anzeiger. Bd. 28. 1905. (Dort auch litterarische Angaben über frühere Arbeiten des Autors über Correlationen in der Entwicklung des Auges. 1901—1904.)

Weinberg, Referat über J. Eismond: Experimente an Selachiereiern s. o. G. Schwalbe, Jahresber. Anat. Entw.-Gesch. Bd. 9. Abt. 2. S. 283. Jena 1904.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel IV.

Photographische Aufnahmen von Selachierembryonen. Die Doppelfig. 4 und 5 sind stereoskopische Aufnahmen mit der Drünerschen Kamera (Zeiss-Jena). »Zur Betrachtung derselben gehört eine einfache Brille, in welche Konvexprismen mit nach außen gekehrter Basis eingesetzt sind . . . Auch das Frontbrett eines gewöhnlichen Stereoskops kann nach Entfernung des Bildträgers zur Betrachtung im Buche benutzt werden. Endlich führt auch ein einfaches planes Prisma (etwa Nr. 12), welches mit nach außen gekehrter Basis vor eins der Augen gehalten wird, zum Ziel, wenn man auf eine Vergrößerung verzichtet« (Drüner, Über Mikrostereoskopie. Zeitschr. wiss. Mikr. Bd. 17. S. 290).

Fig. 1. Embryo von *Scyllium canicula* mit operierter linker Brustflosse (vergrößertes Stück nach der in Fig. 3 in toto abgebildeten Originalaufnahme). Die linke Brustflosse besteht aus zwei getrennten Lappen. Vergr. 11 mal.

Fig. 2. Embryo von *Pristiurus melanostomus* mit operierter linker Brustflosse (Stück des in Fig. 4 in toto abgebildeten Embryo). Originalaufnahme. Die linke Brustflosse ist an ihrem Vorderrand eingeschnitten. Die rechte Flosse läßt die Muskelstreifen eben erkennen (auf der Platte sind dieselben bei beiden Flossen deutlich). Verg. 11 mal.

Fig. 3. Embryo von *Scyllium canicula* (Journal A 3 04). Vergr. $1^1/_2$ mal.

Fig. 4. Embryo von *Pristiurus melanostomus* (Journal E_2 05). Stereoskopische Aufnahme. Vergr. $1^1/_2$ mal.

Fig. 5. Embryo von *Pristiurus melanostomus* (Journal E_3 05). Stereoskopische Aufnahme. Vergr. 4 mal.

Tafel V.

(Die Tafel hat Hochformat [hier quer eingeheftet] und entspricht nur in dieser Stellung den Textfiguren und Fig. 1 und 2 Taf. IV.)

Rekonstruktionen der normalen und operierten Brustflosse eines Embryo von *Pristiurus melanostomus* (Photographie siehe Taf. IV Fig. 4 und 2 und Beschreibung Text S. 58). Originalrekonstruktionen nach Kastschenko, sämtlich bei 105 facher Vergrößerung, in Lichtdruck auf etwa $^4/_5$ verkleinert. Die beiden Brustflossen sind (ganz wie in Taf. IV Fig. 2) von der ventralen Seite dargestellt, in ihrer natürlichen Lage, jedoch so einander genähert, daß der vom Dottersackstiel eingenommene Zwischenraum weggedacht ist. In Fig. 1 und 2 sind die ventralen Muskelanlagen, welche man teilweise auch am intakten Tier durch die Epidermis hindurchsieht, durch Rekonstruktion eingezeichnet und mit rotem Überdruck hervorgehoben. In Fig. 3 und 4 sind die Vorknorpelanlagen graphisch isoliert wiedergegeben. Sie sind entsprechend den Fig. 1 und 2 orientiert (in Textfig. 7, 8, S. 60 und 63 sind dieselben Muskel- und Skeletanlagen in ihrer topographischen Situation direkt dargestellt).

Fig. 1. Operierte Brustflosse, *Sp* Spalt, der teils offen, teils in eine Epithelplatte *A* im Innern der Flosse fortgesetzt ist. *B* solide Epithellamelle im Innern der Flosse. Den der Körperwand angehörigen Rand des Bildes nehmen zwei ventrale Enden von Rumpfmyotomen und eine Lamelle aus durchschnittenen Myomeren ein. Den freien Rand umsäumt der epitheliale Flossensaum.

Fig. 2. Normale Brustflosse, in etwas schrägerer Stellung als Fig. 1, wie an der Aufsicht auf die ventralen freien Myotomenden ersichtlich ist. Sonst wie Fig. 1.

Fig. 3. Skeletanlage der operierten Extremität. Sie besteht aus Vorknorpel. *Sch* Schultergürtel (Coracoid), in totaler Verkürzung. *G* Gefäßkanal im Schultergürtel. *N* Nerv, welcher den Schultergürtel durchquert. *Bp* Basipterygium der freien Flosse. Über die Bezeichnung der Radien vgl. Textfig. 7.

Fig. 4. Dasselbe aus der normalen Extremität, mit denselben Bezeichnungen. Über die Bezifferung der Radien siehe Textfig. 8.

Tafel VI.

Die Art der Darstellung analog der vorhergehenden Tafel (vgl. Erklärungen zu dieser). Vier Rekonstruktionen der normalen und operierten Brustflosse eines Embryo von *Scyllium canicula* abgebildet (Photographie Taf. IV Fig. 3 und 1, welche jedoch die Flossen in etwas andrer Stellung zeigt als die Rekonstruktionen dieser Tafel; vgl. dazu Text S. 275; Beschreibung des Embryo siehe Text S. 71). Originalvergrößerung sämtlicher Rekonstruktionen 100fach, im Lichtdruck auf etwa $^4/_5$ verkleinert. Fig. 3 *b* gibt eine Partie von Fig. 3 *a* nach einem Wachsmodell wieder, und zwar so gegen die Ansicht der Fig. 3 *a* gedreht, daß die Radien in die Fläche des Papiers fallen. Die übrigen Figuren sind graphische Rekonstruktionen nach Kastschenko. In den Skeletanlagen sind die in Verknorpelung begriffenen Stellen mit blauem Überdruck hervorgehoben; Farben sonst wie auf Taf. V. Die Topographie der Muskel- und Skeletanlagen geht aus den direkten Rekonstruktionen Textfig. 9 und 10 (S. 73) hervor, welche dieselben Figuren, wie die hier dargestellten, vereinigt wiedergeben.

Fig. 1. Operierte Brustflosse. Am medialen Rand vier einzelne, angeschnittene Rumpfmyotome.

Fig. 2. Normale Brustflosse. Platte der Rumpfmyotome ohne Gliederung in die einzelnen Myomeren dargestellt.

Fig. 3. Skelet der operierten Extremität. *a* in der mit Fig. 1 übereinstimmenden Stellung, *b* ein Stück um etwa 45° gedreht.

Fig. 4. Skelet der normalen Extremität.

Bezeichnungen wie in Taf. V. Über die griechischen Buchstaben vgl. Textfigur 9 und 10. *prB* primäres Basale, *sB* sekundäres Basale, *G* Gelenkfortsatz des Schultergürtels, *P'* normal ungegliederte und *P* normal gegliederte, hier jedoch ungegliederte Platte des skeletogenen Blastems.

Inhaltsverzeichnis.



H. Braus phot.

Lichtdruck von A. Frisch, Berlin W. 35.

Verlag von Wilhelm Engelmann, Leipzig.

Fig. 1.

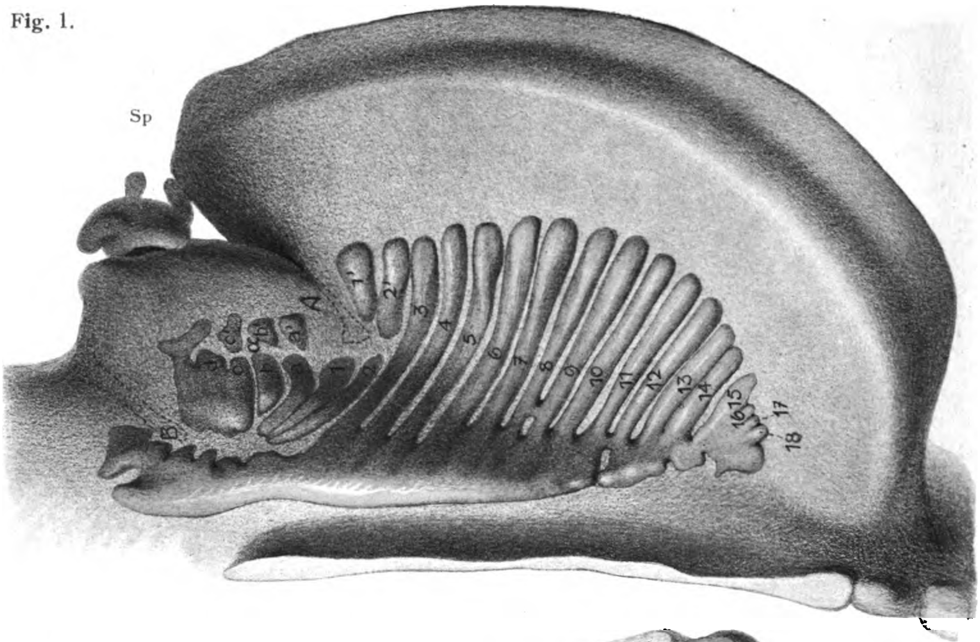
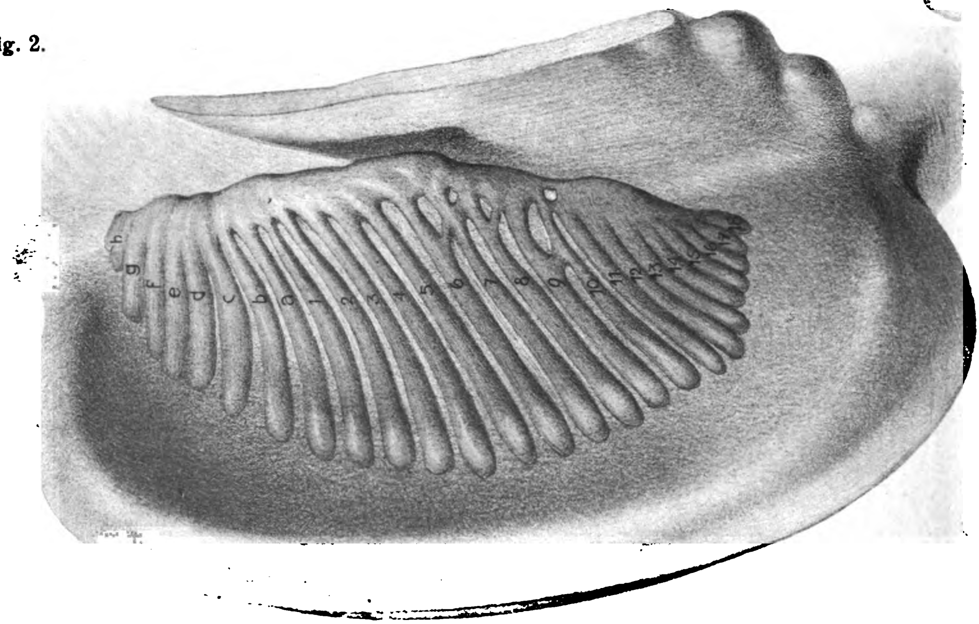


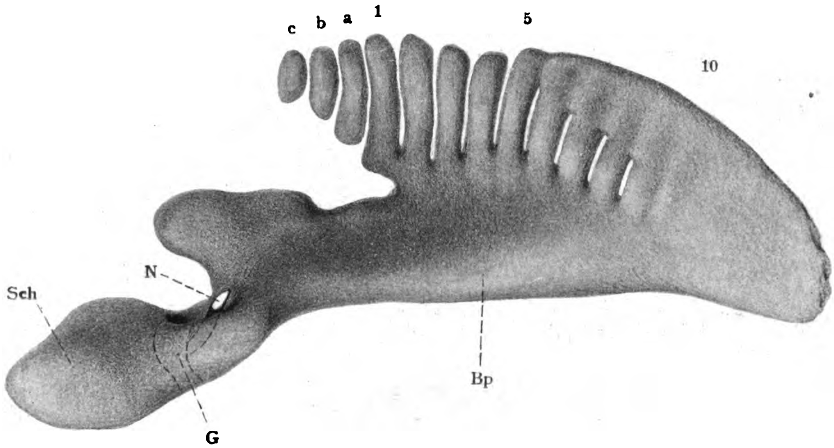
Fig. 2.



H. Braus u. A. Vierling del.

Verlag von Wilhelm Engelr

Fig. 3.



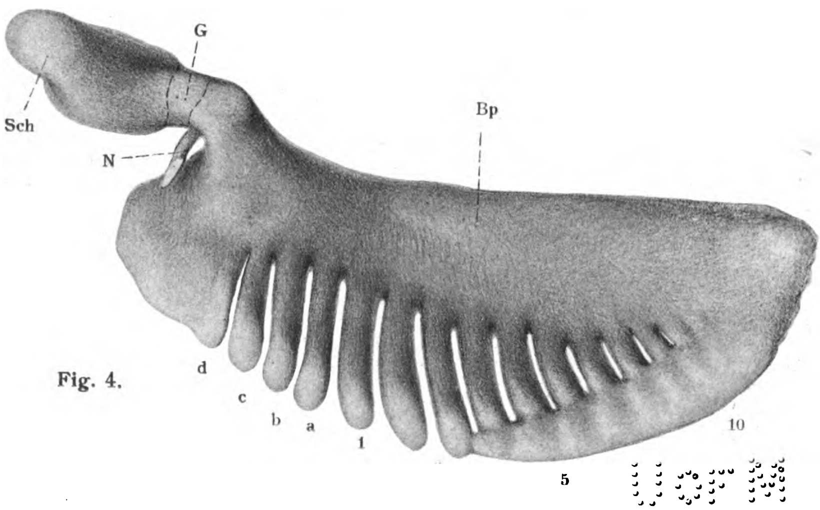


Fig. 4.

Lichtdruck von Albert Frisch, Berlin W.

mann, Leipzig.

Morpholog. Jahrbuch. Bd. XXXV.

Fig. 1.

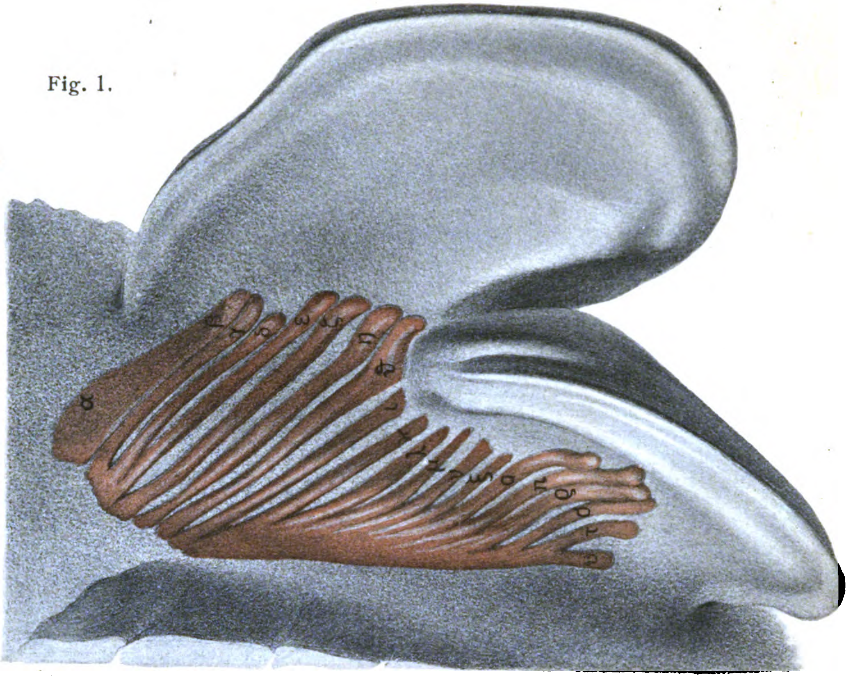
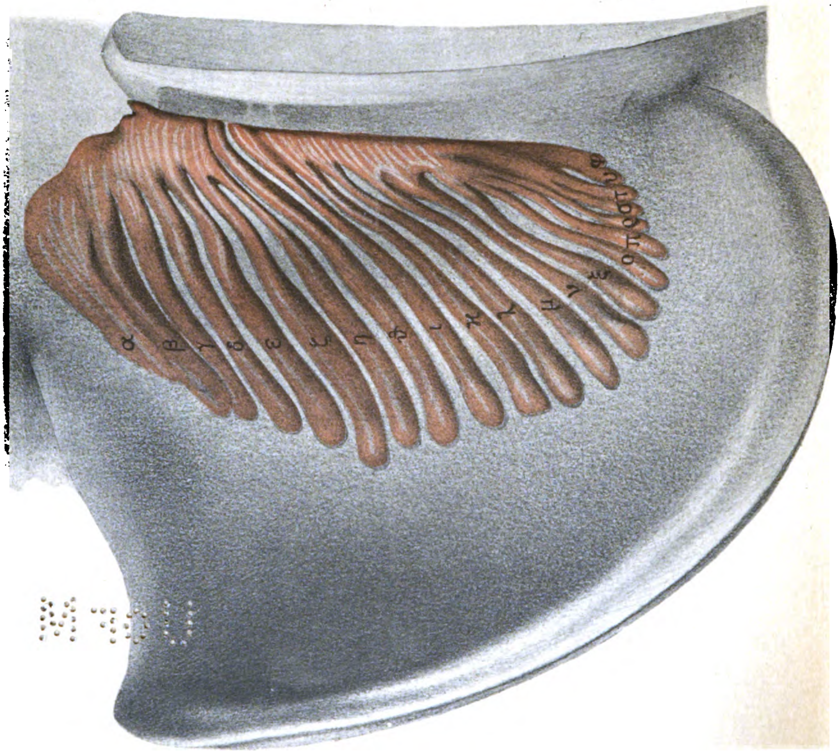


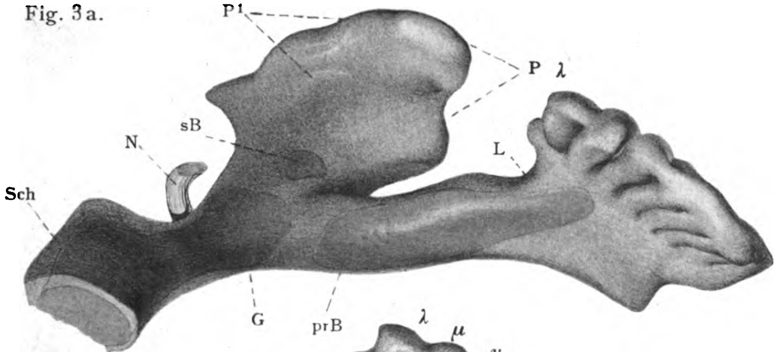
Fig. 2.



H. Braus u. A. Vierling del.

Verlag von Wilhelm

Fig. 3a.



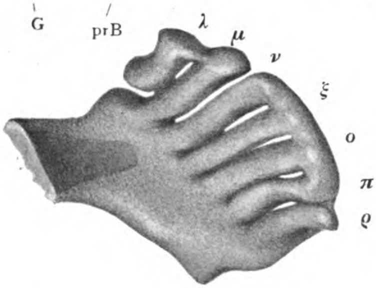


Fig. 3b.

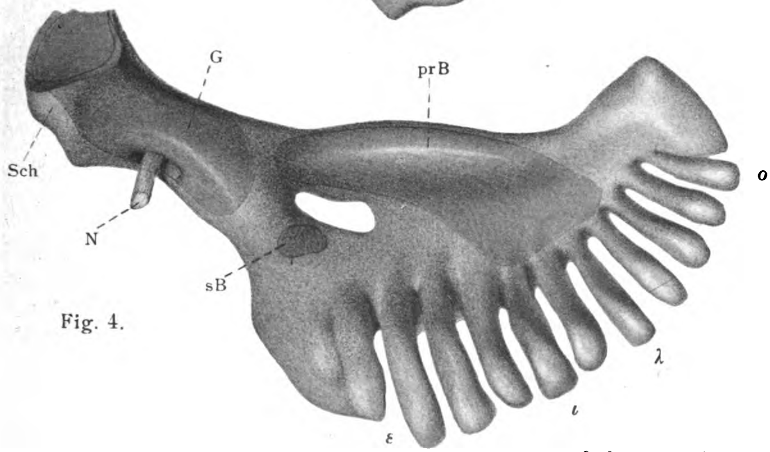


Fig. 4.

Engelmann, Leipzig. Lichtdruck von Albert Frisch, Berlin W.